Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft II.

Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1889.

Ueber das Wachsthum

vegetabilischer Zellhäute

Von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1889.

Dem

Andenken

Hubert Leitgeb's

gewidmet.

Vorwort.

Indem ich diese Arbeit dem Andenken Leitgeb's widme, begehe ich einen Act der Pietät gegen einen Freund, den ein schweres Verhängniss frühzeitig ins Grab hinabstiess.

Ich will hiermit zugleich das Andenken des edlen und hoch verdienten Forschers ehren und finde Veranlassung, dies im Besonderen mit dieser Schrift zu thun, weil dieselbe ein Gebiet behandelt, auf welchem Leitgeb selbst längere Zeit thätig war. Noch in den letzten Jahren seines Lebens hat er wiederholt seine Gedanken über Membranwachsthum brieflich mit mir ausgetauscht und öfters hervorgehoben, wie sehr er auf die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen gespannt sei. Ueber jeden Eigennutz erhaben, nur die Förderung unserer Erkenntniss im Auge behaltend, stellte er mir alles Material zur Verfügung, das für seine eigenen Untersuchungen gedient hatte. Unsere Anschauungen über Membranwachsthum gingen von vornherein etwas auseinander, was eine objective Discussion des Problems aber niemals gestört hatte; ja gerade die Verschiedenheit des Standpunktes liess es Leitgeb wünschenswerth erscheinen, dass ich seine Angaben nachprüfte. Seine eigenen über den Bau und die Ent-

wicklung der Sporenhäute angestellten Untersuchungen hatten ihn übrigens nie voll befriedigt; er klagte darüber, wie wenig diesem widerspenstigen Material durch directe Beobachtung abzugewinnen sei. Auch ich darf heut nicht sagen, dass ich selbstzufrieden die vorliegende Arbeit aus der Hand lege. Denn sie bringt nur wenig Lösungen, vor allem neue Probleme. Immerhin hoffe ich, dass sie nach gewissen Seiten hin anregend wirken, neue Fragestellungen veranlassen wird und dann hat sie auch ihren Zweck erreicht. So glaubte ich immerhin, diese Arbeit nicht unveröffentlicht lassen zu müssen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	VII
Einleitung	1
Sporenhäute der Hydropterideen	4
Azolla	4
Mikrosporangien	5
Massulae	5
Glochiden	5
Reactionen	6
Entwicklungsgeschichte der Sporocarpien	7
Eindringen der Anabaena-Fäden	7
Männliche und weibliche Sporocarpien	8
Entwicklungsgechichte der Mikrosporangien	9
Bildung der Mikrosporen	9
Anlage der Massulae und Glochiden	10
Anklänge an die Bildung des Capillitiums von Trichia fallax	17
Reactionen der werdenden Massulae und Glochiden	17
Salvinia natans	18
Inhalt des Mikrosporangiums	18
Entwicklungsgeschichte der Massulae	19
Azolla	21
Reife Makrosporocarpien	21
Reife Makrospore	21
Die Perine	22
Der Schwimmapparat	22

Seite
Befreiung der Makrospore aus dem Makrosporocarpium 22
Mikrochemische Reactionen 23
Anlage des Makrosporocarpiums 24
Entwicklungsgeschichte des Makrosporangiums . . 24
Bildung der Sporenmutterzellen und der Makrospore 25
Entstehung und Wachsthum der Exine 26
Anlage der Schwimmkörper 26
Anlage der übrigen Perine 27
Eindringen von Anabaena-Fäden in die Anlage des Makrosporocarpiums 28
Fertigstellung des Makrosporocarpiums 29
Salvinia natans 29
Bau der Perine 29
Entwicklungsgeschichte derselben 30
Deutung der drei Lappen der Perine an der Bauchfläche der Makrospore 32
Marsilia 32
Bildung der Perine um die Mikrosporen 33
Reactionen derselben 33
Bildung der Perine um die Makrosporen 34

Pollenhäute 36
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Oenothera biennis 36
Reactionen 40
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Oenothera rosea 42
Bei Gaura biennis 42
Uebereinstimmung der Reactionen. 43
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Epilobium Dodonaei 43
Bei Clarkia elegans 44
Angaben von Wille 44
Die Pollenkörner von Senecio vulgaris 46
Entwicklungsgeschichte derselben 47
Die Pollenkörner von Passiflora coerulea 53
Reactionen 55
Das die Pollenkörner umgebende Oel und andere Substanzmassen 55

Seite
Entwicklungsgeschichte 56
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Malvaceen 58
Reactionen 61
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Nyctagineen und Convolvulaceen 63
Quamoclit (Ipomoea coccinea) 63
Bau und Reactionen der Pollenhäute bei Geraniaceen . 64
Entwicklungsgeschichte 65
Bau und Reactionen der Pollenkörner von Cephalaria tatarica 67
Entwicklungsgeschichte 68
Bau der Pollenkörner von Scabiosa caucasica . . . 70
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner von Cucurbita 70
Reactionen 73
Bau und Reactionen der Pollenkörner von Cobaea scandens 73
Entwicklungsgeschichte 75
Wille's Angaben über den Pollen der Ericineen . . . 77
Entwicklungsgeschichte der Tetraden von Erica Tetralix 77
Wille's Angaben über den Pollen von Epipactis palustris 79
Eigene Untersuchnngen 79
Wille's Angaben über den Pollen von Orchis maculata 80
Eigene Untersuchung 80
Wille's Angaben über den Pollen von Asclepias. . . 80
Eigene Untersuchung 80
Wille's Angaben über Differenzirung der Pollenhäute aus der innersten Membranlamelle der Sporenmutterzellen 81
Eigene Untersuchungen 82
Symphytum officinale 82
Weigelia amabilis 83
Veratrum album 85
Inula Helenium 85
Valeriana officinalis 86
Campanula Rapunculus 86
Campanula rapunculoìdes 87
Lamium purpureum 87
Cynoglossum officinale 88
Geum urbanum 88
Cycadeen 88

Seite

Die Sporenhäute der Lycopodiaceen, Filices, Equisetaceen und Muscineen 93
Bau der reifen Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus 94
Reactionen 95
Entwicklungsgeschichte 95
Bau der Sporen von Lycopodium clavatum 97
Von Lycopodium Selago 98
Bau, Reactionen und Entwicklung der Sporen von Osmunda regalis 98
Bau, Reaction und Entwicklung der Sporen von Equisetum 100
Bau der reifen Sporen von Riccia glauca 104
Entwicklungeschichte 105
Reactionen 107
Bau der Sporen von Sphaerocarpus terrestris. . . . 111
Entwicklungsgeschichte 113
Reactionen 116

Einige Hautbildungen bei Peronosporeen, Chytridiaceen, Volvocineen, Desmidiaceen und Mucorineen, sowie die Gallertbildung bei Conjugaten und Diatomeen . . . 118
Bildung der Perine an den Stachelkugeln gewisser parasitisch *in den Saprolegnieen lebender Chytridieen* nach Alfred Fischer 118
Bildung der Stacheln an den Eisporen von Volvox globator 119
Bildung der Stacheln an den Zygosporen und den neu angelegten Zellhälften bei Desmidiaceen nach de Bary 121
Bildung der Hörner an den Zellen der Diatomee Chaetoceros nach Schütt 122
Bildung der Erhebungen an den Zygosporen der Mucorineen nach Vuillemin 122
Gallertbildung bei den Conjugaten und Diatomeen nach Klebs und Hauptfleisch. 123

Die Wandverdickung der Epidermiszellen 123
Ilex aquifolium 124
Entwicklungsgeschichte 124
Reactionen 125
Cycas revoluta 126

Seite

Reactionen an jüngeren und älteren Epidermen . . . 126
Aloë spirella 126
Reactionen 127
Entwicklungsgeschichte 127
Aloë nigricans 128
Reactionen 129
Aloë verrucosa 129
Reactionen 129
Sanseviera carnea 131
Reactionen 131
Iris florentina 131
Zusammenfassung 132

Die Verdickung der Korkzellen 137
Cordyline rubra 137
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 137
Cytisus Laburnum 139
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 139
Zusammenfassung 140

Die Verholzung 141
Kiefernholz 141
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 141
Zusammenfassung 145

Der lamellöse Bau, die Schichtung und Streifung der Membranen 146
Aeltere Angaben 146
Untersuchungen von Krabbe 147
Eigene Untersuchungen und Deutungen derselben . . 153

Membranfalten 159
Faltungen der Epidermiszellen der Blumenblätter . . 159
Clarkia pulchella, fertiger Bau, Entwicklungsgeschichte und Reactionen 159
Falten an den Endflächen der Zellen von Spirogyren . 162
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 163
Entwicklungsgeschichte, Bau und Reactionen des Cellulose-Ringes bei Oedogonium tumidulum 164
Zusammenfassung 165

Seite

Flächenwachsthum 166

Besprechung der Untersuchungen von Schmitz, von mir und von Noll 166

Der innere Bau und das chemische Verhalten der Membranen 167

Die Untersuchungen von Wiesner 167

Besprechung derselben 168

Schlussbetrachtungen 171

Zusammenstellung der Resultate 171

Erklärung der Abbildungen 175

Einleitung.

Es kann wohl heute als nachgewiesen gelten, dass bei der Theilung pflanzlicher Zellen die neu auftretende Scheidewand nicht ausgeschieden wird, vielmehr durch Umwandlung aus der Zellplatte, einem cytoplasmatischen Gebilde, hervorgeht.[1] Derselbe Nachweis für die Entstehung der Verdickungsschichten der Zellmembran aus Cytoplasmalamellen, ist im Anschluss an ältere Publicationen[2], neuerdings mit grosser Bestimmtheit von Noll für Bryopsis und Derbesia geführt worden.[3] Andererseits haben Klebs[4] und Noll[5] experimentelle Beweise dafür erbracht, dass der lamellöse Bau der Zellmembranen durch Apposition neuer Membranlamellen und nicht durch innere Differenzirung bedingt werde.

Aus alledem folgt somit bereits, dass neue Membranen nicht aus Lösungen ausgeschieden werden, und dass die Ver-

1) Vgl. besonders meine letzte Publication: Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena 1888, p. 171 ff.

2) Namentlich von Pringsheim, Crüger, Schmitz und mir.

3) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. deutschen naturf. Gesell., Bd. XV, p. 140.

4) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen aus dem bot. Inst. in Tübingen. Bd. II. p. 371 ff.

5) l. c.

mehrung der Schichten einer Membran nicht auf Spaltung der schon vorhandenen beruht. Diese Gesichtspunkte können *jetzt als annähernd allgemein adoptirt gelten*, nachdem auch G. Krabbe[1]) dieselben als zutreffend anerkannt hat. Wird aber die Schichtenbildung nicht als nachträglicher Differenzirungsvorgang innerhalb schon vorhandener Schichten angesehen, so fällt auch die gleichzeitig behauptete *Abwechselung wasserärmerer und wasserreicherer Schichten* in den Membranen, eine Behauptung, die in Wirklichkeit auch niemals den vorhandenen Thatsachen entsprochen hat. Ebenso konnte G. Krabbe[2]) die schon von Schacht[3]), dann besonders von Dippel[4]) und von mir[5]) vertretene Ansicht nur bestätigen, dass, *wo zwei Streifensysteme in einer* Zellmembran vertreten sind, dieselben verschiedenen Schichten angehören, dass somit eine Kreuzung in derselben Schicht niemals stattfinde. Damit ist eine weitere Behauptung, die im Sinne des Intussusceptionswachsthums verwendet wurde, *definitiv gefallen*.

Als offen kann hingegen noch die Frage gelten, ob die durch Umwandlung einer Cytoplasmaschicht entstandenen Membranlamellen nicht nachträglich noch wachsen und Structurveränderungen erfahren können. Sollte dies möglich sein, *so entstünde die weitere Frage, ob dieses* Wachsthum durch Intussusception im Naegeli'schen Sinne erfolge, oder etwa auf einem anderen Wege, der näher an die sonst bei Membranbildung beobachteten Erscheinungen anschliesst.

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII, 1887, p. 346.

2) l. c. p. 350.

3) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. 1854. p. 228.

4) Abh. d. Senckenb. Gesell. Bd. XI. 1879. p. 154.

5) Zellhäute p. 64 ff.

In diesem Sinne habe ich mir die Aufgabe gestellt, die in diesen Zeilen behandelt werden soll, in diesem Sinne bitte ich auch die hier vorliegende Arbeit zu beurtheilen. Wie ich hoffe soll dieselbe zur weiteren Klärung der Fragen nach den schwierigen Verhältnissen des Membranwachsthums beitragen, während ich mir wohl bewusst bleibe, dass eine definitive Lösung des obwaltenden Problems noch in weiter Ferne liegt.

Sporenhäute der Hydropterideen.

Meine Erwartung[1]), dass die Entwicklungsgeschichte der Massulae und Glochiden, so wie der Makrosporen-Perine bei Azolla wichtige Ergebnisse für die Erkenntniss des Membranwachsthums liefern würde, fand ich nur bestätigt; ja die Tragweite der an diesen Objecten gewonnenen Resultate veranlasst mich, dieselben an die Spitze meiner Untersuchungen zu stellen. Der Umstand, dass viele der in Betracht kommenden Erscheinungen hier leichter als an andern Orten klar zu legen sind, lässt weiter diese Objecte als berufen erscheinen, Licht über ganze Reihen analoger Vorgänge zu verbreiten. Namentlich ist es das Wachsthum der Sporen- und Zellenhäute, dessen Verständniss durch das Studium der Azolla wesentlich gefördert wird. Manche der auf diesem Gebiete zwischen meinen älteren Angaben und denjenigen neuerer Beobachter vorhandenen Widersprüche dürften durch die hier gegebene Schilderung ihre Lösung finden.

Das Material für die Untersuchung danke ich der Güte der Herren Guignard und Leclerc du Sablon. Der Um-

---

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882 p. 135.

stand, dass Herr E. Roze schon 1883 über die Fructifizirung der Azollen in Bordeaux berichtet hatte[1]), veranlasste mich, diesbezügliche Erkundigungen bei Herrn Guignard einzuholen. Derselbe verfügte über Alcohol-Material und stellte mir dasselbe bereitwilligst zur Verfügung. Herr Leclerc du Sablon war weiterhin so freundlich, mir wiederholt lebende, fructifizirende Pflanzen zu senden. Alle diese Pflanzen gehörten der Azolla filiculoides an. Im Laufe dieses Jahres traten dann übrigens auch die in den botanischen Gärten von Bonn, Jena und Marburg cultivirten Azollen in die Fruchtbildung ein.

Bevor wir auf entwicklungsgeschichtliche Schilderungen eingehen, muss zunächst daran erinnert werden, dass die Mikrosporangien von Azolla filiculoides fünf bis acht, meist sechs Massulae führen.[2]) Die Massulae (Taf. I, Fig. 15) treten auseinander, wenn man die Sporangien öffnet, weil die Glochiden, welche der Oberfläche dieser Massulae aufsitzen, bestrebt sind, sich aufzurichten. Die Massulae zeigen schaumige Structur. Sie werden aus polygonalen, auch mehr oder weniger abgerundeten, sehr verschieden grossen Kammern gebildet. Ihrer Oberfläche entspringen die so eigenthümlich gebauten Glochiden (Taf. I, Fig. 12). Bandförmig abgeflacht, nach den beiden Enden zu sich verjüngend, schliessen sie mit einem ankerförmigen Köpfchen ab. Die Arme des Ankers sind an den Rändern membranartig mit dem Stiele verbunden, so dass es vielleicht zutreffender wäre, das Köpfchen mit einem Hutpilze zu vergleichen, der seinen Hut nur nach zwei Seiten entwickelt hätte. Die Ränder dieses Hutes sind zugleich etwas eingerollt zu denken. Solcher Bau liefert Bilder wie unsere Figuren 13 und 14. In Fig. 13a und b,

---

1) Contribution á l'étude de la fécondation chez les Azolla. Bull. d. l. soc. bot. de France, T. XXX, 1883. p. 199.

2) Strasburger, Ueber Azolla, 1873, p. 57.

und in Fig. 14a ist das Köpfen von der breiten, in Fig. 14b von der schmalen Seite gezeichnet. Von dieser letzten Seite präsentirt es sich als ein compactes, etwas keulenförmig angeschwollenes Gebilde. In der Substanz der beiden Hut-hälften ist ein spaltenförmiger Hohlraum zu sehen (Fig. 13); im Uebrigen erscheint das Köpfchen solid. Der bandförmige Körper der Glochide ist hohl, die Wände der beiden Seitenflächen aber fast bis zur Berührung einander genähert. Quellungsmittel, wie Schwefelsäure, lassen über das stäte Vorhandensein der Höhlung keinen Zweifel übrig. Etwas unterhalb der Stelle, wo die solide Substanz des Köpfchens beginnt, befindet sich eine Scheidewand (Fig. 13a); ausnahmsweise kann auch eine zweite etwas tiefer folgen (Fig. 13b). An ihrem unteren Ende mit dem sie der Massula aufsitzt, so wie an ihrem oberen Ende, ist die Glochide solid (Fig. 12).

Die Kammern reifer, trockner Massulae findet man mit Luft erfüllt; diese dringt auch bald ein, wenn man reife, aus den Sporangien befreite Massulae auf dem Objectträger trocknen lässt.

Die Substanz der Massulae und der Glochiden steht, ihren Reactionen nach, der Substanz der Pollen- und Sporenhäute sehr nah. Chlorzinkjodlösung färbt dieselbe braungelb, am stärksten die Kammerwände der Massulae, am schwächsten die Seitenwände der Glochiden. Eine Violettfärbung mit Chlorzinkjodlösung tritt auch nach langandauernder Behandlung mit Eau de Javelle nicht ein. In concentrirter Schwefelsäure quellen die Glochiden und geben Bilder, wie ich sie in Figura 14 dargestellt habe; die Kammerwände werden bei dieser Behandlung zunächst nur wenig verändert und widerstehen lange. Zugleich tritt Gelbfärbung derselben ein. In Chromsäure erfolgt alsbaldige Lösung der ganzen Gebilde ohne vorausgehende Quellung. Noch raschere Lösung, mit

Quellung der Glochiden, ist in Chromschwefelsäure zu beobachten. In Kalilauge werden die Kammerwände intensiv braungelb; schwächer färben sich die Glochiden. Massulae wie Glochiden widerstehen einem längeren Kochen in concentrirter Kalilauge, abweichend in diesem Punkte von dem Verhalten der meisten suberificirten Membranen, während sich cutinisirte Häute oft ganz ähnlich resistent zeigen.[1]) Kaltes Schulze'sches Macerationsgemisch wirkt nur wenig ein, längeres Kochen in demselben löst die Gebilde unter Bildung öliger, farbloser Tropfen, giebt somit die s. g. Cerinsäurereaction. Mit concentrirter Salpetersäure tritt gelbbraune Färbung ein, die sich bei Zusatz von Ammoniak sehr bedeutend steigert. Mit Millon's Reagens werden die Kammerwände nach längerer Einwirkung röthlich braun, doch nur schwach gefärbt; noch schwächer färben sich die Glochiden. In alcoholischer Fuchsinlösung, welche verkorkte und cutinisirte Membranen sehr intensiv zu tingiren pflegt, tritt auch eine starke Färbung der Massulae wie der Glochiden ein.

Die Mikrosporangien sind lang gestielt und innerhalb der Sporenfrucht in grosser Zahl an der säulenförmigen Columella befestigt.[2])

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Sporocarpien bei Azolla filiculoides schon frühzeitig, zugleich mit dem zugehörigen Blatte[3]), angelegt werden. Das ringförmig angelegte Gehäuse schliesst alsbald über der Anlage der Sporangien zusammen, doch nicht ohne dass zuvor in die Höhlung die symbiotisch mit Azolla zusammenlebenden Anabaena-Fäden eingedrungen wären. Dieselben sind somit

---

1) Vgl. F. v. Höhnel, Einige Bemerkungen über die Cuticula, Oester. bot. Zeitschr. 1878, Nr. 3 u. 4.

2) Vergl. die Abbildungen in: Ueber Azolla. Taf. V, Fig. 74, 82.

3) Ueber das Verhältniss zu diesem Blatte vergl.: Ueber Azolla. p. 52 ff.

von Anfang an in dem Gehäuse vertreten. Die Anlage der Sporocarpien ist für die männlichen wie für die weiblichen Sori gleich, und in beiden hat sich auch zunächst aus dem Scheitel der Columella eine kurzgestielte Makrosporangium-Anlage erhoben. Während diese aber in den Makrosporocarpien weiter wächst, wird in den Mikrosporocarpien ihre Entwicklung alsbald sistirt, während unter ihr immer neue Mikrosporangien-Anlagen aus der Columella hervortreten. Die Art der Ernährung, welche der jungen Anlage zn Theil wird, mag somit über die Weiterentwicklung der einen oder der anderen Sporangienart entscheiden. Die Sporocarpien werden stets nur an dem untersten Blatte eines Sprosses angelegt und gehören dem unteren Lappen dieses Blattes an.[1]) Sie stehen stets in Paaren und sind von gleichem oder ungleichem Geschlecht. Fällt die Entwicklung zu Gunsten der Mikrosporangien aus, so bleibt, wie schon erwähnt, die Makrosporangien - Anlage sehr bald in ihrer Weiterentwicklung stehen (Taf. I, Fig. 1 *ma*), während Zellen der äussern Zelllage der Columella unter ihr zu immer neuen Mikrosporangien-Anlagen auswachsen. Diese Bildung neuer Anlagen hält längere Zeit an, so dass junge Mikrosporocarpien neben reifen Mikrosporangien auch solche besitzen, die sich in den ersten Phasen der Entwicklung befinden. Die Entwicklungsgeschichte der Mikrosporangien von Azolla filiculoides ist im wesentlichen die nämliche wie diejenige der Mikrosporangien von Salvinia[2]) so dass ich rasch über dieselbe hinweggehen kann. Die noch einzellige Anlage theilt sich

---

1) Vergl. Ueber Azolla, p. 52.

2) Vergl. hierzu Juranyi, Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen der Salvinia natans 1873 und Heinricher, Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans, verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math. nat. Cl. Bd. LXXXV. 1882. p. 494.

in Stiel und Kapsel und zunächst ist es der erstere, der durch eine Längstheilung, dann durch fortgesetzte Quertheilungen die Zahl seiner Zellen vermehrt. In der Endzelle, welche das Sporangium liefern soll, werden nach entsprechender Grössenzunahme aufeinander folgende Theilungsschritte zurückgelegt, welche eine Innenzelle von einer einschichtigen Wandung abgrenzen. Von der Innenzelle wird hierauf eine einfache Schicht von Tapetenzellen abgeschnitten. Die tetraëdrische Innenzelle selbst: das Archespor, giebt nunmehr, bei gleichzeitiger Grössenzunahme, durch fortgesetzte Zweitheilung, einem Gewebecomplex von sechszehn Zellen den Ursprung und auch die inhaltsreichen Tapetenzellen nehmen an Zahl entsprechend zu, wobei ihre Lage aber einschichtig bleibt. Die sechszehn aus dem Archespor erzeugten Zellen beginnen hierauf aus dem Verbande zu treten, sie werden zu Sporenmutterzellen, und auch die Tapetenzellen geben ihren Zusammenhang auf und wandern als nackte Protoplasten zwischen die Sporenmutterzellen ein. So erscheinen die letzteren alsbald, ähnlich wie in anderen Sporangien und in Antherenfächern, in eine aus der Verschmelzung der Tapetenzellen erzeugte Plasmamasse, in ein Plasmodium, eingebettet. Der ganze Inhalt des Sporangiums bildet jetzt eine abgerundete Masse, die seitlich nur durch dünne Plasmaplatten mit der Sporangienwandung zusammenhängt. Innerhalb dieser Masse findet man auch die Zellkerne der Tapetenzellen gleichmässig zwischen den Sporenmutterzellen verteilt. Alsbald erfolgt nun die Theilung der Sporenmutterzellen und die Trennung der jungen Sporen, die dann relativ rasch zu definitiver Grösse anwachsen und hierbei ihre sich bräunlichgelb färbende Exine zu voller Dicke ausbilden. An der Bauchseite der Spore fallen dann auch hier, wie in anderen Fällen, die drei unter 120° zusammenstossenden Leisten an der Exine auf. So weit stimmen,

wenn wir diese Schilderung mit derjenigen Juranyi's und Heinricher's vergleichen, die Vorgänge im Mikrosporangium von Azolla und Salvinia überein. Im Gegensatz zu Marsilia sind bei Azolla weder die Sporenmutterzellen noch die jungen Sporen von einem hellen Hofe umgeben und auch bei Salvinia habe ich mich von dem Vorhandensein solcher hellen Höfe nicht überzeugen können. Sobald nun bei Azolla filiculoides die Bildung der Mikrosporenhäute vollendet ist, stellt sich ein ganz eigener Vorgang in den Mikrosporangien ein. Während, wie gesagt, bis dahin helle Höfe um die Mikrosporen nicht zu beobachten waren, werden solche jetzt um dieselben erzeugt. Es kann keine Rede davon sein, dass diese Höfe etwa aus gequollenen Specialmutterzellwänden hervorgegangen wären, da von diesen lange zuvor keine Spur mehr nachzuweisen war. Die hellen Höfe rühren vielmehr von einer hyalinen Flüssigkeit her, die aus dem umgebenden Plasmodium erzeugt wird. Die um die einzelnen Sporen gebildeten Höfe beginnen alsbald aufeinander zu stossen und zu verschmelzen, während die Substanz des Plasmodiums entsprechend zurückgedrängt wird. So ist schliesslich im Innern des Mikrosporangiums eine begrenzte Anzahl hyaliner Blasen vorhanden, welche von dem Protoplasma des Plasmodiums umgeben und getrennt werden (Taf. I, Fig. 2). Aus diesen Blasen gehen die zukünftigen Massulae hervor. Das Plasmodium kleidet in zusammenhängender Schicht die Innenwand des Sporangiums aus und bildet so auch zusammenhängende Wände zwischen den Blasen. In diesem Protoplasma sind auch die ursprünglichen Zellkerne noch vorhanden und gleichmässig vertheilt. Was die Zahl der in einer Blase vereinigten Sporen anbetrifft, so ist diese verschieden. Es erklärt sich dies leicht aus der Art, wie diese

---

1) l. c. p. 510.

Blasen entstehen, denn es fällt mehr oder weniger dem Zufall anheim, wie viel der um die einzelnen Mikrosporen getrennt entstandenen Höfe mit einander verschmelzen. Aus demselben Grunde ist auch die Zahl der in einem Sporangium vertretenen Massulae innerhalb gewisser Grenzen Schwankungen unterworfen. Um die Zeit, wo die Bildung der Blasen beginnt, haben die Mikrosporangien etwa nur zwei Drittel ihres Durchmessers erreicht; es folgt somit auf diesen Vorgang noch eine bedeutende Grössenzunahme. Entsprechend wächst das Volumen der Blasen, wobei ihr Inhalt zugleich stärker lichtbrechend wird. Der Plasmabeleg um die Blasen nimmt hingegen an Dicke ab. Hat das Mikrosporangium seinen definitiven Durchmesser erreicht, so tauchen plötzlich in der Substanz der Blasen zarte Scheidewände auf, welche demselben eine kammerige Structur verleihen (Taf. I, Fig. 10). Im Augenblicke ihres Auftretens sind die Kammerwände sehr zart und farblos, sie nehmen weiterhin an Dicke zu und bräunen sich allmählich. Erst nach Anlage der Kammern in den Massulae treten an der Oberfläche derselben, in dem umhüllenden Plasma, die Glochiden auf. Sie werden nicht allein an den der Sporangienwandung zugekehrten, sondern auch an den übrigen Flächen der Massulae angelegt, dort aber in geringerer Anzahl. Da die nach aussen die Massulae deckende Plasmaschicht continuirlich die ganze Sporanginmwand auskleidet, so halten sich die Glochiden, die dort entstehen, auch nicht an die seitlichen Grenzen der einzelnen Massulae, sie laufen vielmehr über dieselben hinweg. Die Insertionsstellen der Glochiden liegen aber stets auf den Massulae selbst. Sind die Glochiden angelegt, so schwindet alsbald der ganze noch restirende plasmatische Beleg um die Massulae und das Mikrosporangium hat hiermit seinen Reifezustand erreicht.

Werden frische Mikrosporangien zur Zeit der ersten An-

lage der Blasen durch Druck auf das Deckglas, in Wassertropfen zersprengt. so treten die Inhaltsmassen der Blasen *und das sie umhüllende Protoplasma nach aussen hervor.* Der Inhalt der Blase vertheilt sich sofort in das umgebende Wasser, ohne irgendwie gegen dasselbe abgegrenzt zu bleiben, die in der Blase befindlichen Sporen werden gleichzeitig frei. Das Hüllplasma desorganisirt sich alsbald im umgebenden Wasser; seine Zellkerne, die ein meist excentrisch gelegenes Kernkörperchen aufweisen, werden beim Absterben stark lichtbrechend. *Auf nächstfolgenden Entwicklungszuständen nimmt* die Dichte des Blaseninhalts zu, derselbe erhällt gallertartige Beschaffenheit; dann resistirt er auch eine Zeitlang dem umgebenden Wasser, ohne übrigens irgend eine innere Structur zu verrathen. Auffallend ist es, wie sich das herausgedrückte Hüllplasma jetzt zu verhalten pflegt. Es nimmt Wasser aus der Umgebung auf und wird ganz ähnlich vacuolig-schaumig, wie es fertige Massulae sind. Das erweckt oft die Vorstellung, man habe es mit der Substanz der Letzteren und der Anlage von Kammerwänden in ihrem Inneren zu thun. Thatsächlich erscheint aber die Substanz der Massula-Anlage noch ganz homogen und wird es, unter Einfluss des Wassers, sogar auch noch in der ersten Zeit nach Anlage der Kammerwände. Letztere schwinden nämlich alsbald bei Einwirkung des Wassers und man hat dann wieder vor Augen nur eine scheinbar structurlose Gallertmasse. Erst weiterhin werden die Kammerwände der Massulae resistenter und es folgt der Zustand, in welchem die herausgedrückten Massulae etwas schrumpfen und ihre zarten, schon bräunlich gefärbten Kammerwände sich in Falten legen. Die Bräunung der Kammerwände und ihre Dicke nimmt zu, und schliesslich werden an deren Oberfläche auch die Glochiden sichtbar. Körnige Plasmareste haften letzteren an, ja deren Köpfchen werden zunächst auch wohl noch vom Wasser angegriffen.

Setzt man Jodtinctur zu den in Wassertropfen liegenden Mikrosporangien hinzu und lässt nunmehr erst den Inhalt derselben durch Druck hervortreten, so bemerkt man, wie in der Gallerte der Massulae ein körniger Niederschlag sich bildet. Dieser Niederschlag ist nur gering bei Anlage der Blasen, immer reichlicher, je näher der Augenblick der Kammerbildung rückt. Das ist hervorzuheben der richtigen Würdigung der Erscheinungen wegen, welche das Alcoholmaterial bietet. Thatsächlich ruft der Alcohol für sich schon den Niederschlag hervor. Um die Zeit der Kammerbildung in den Massulae zeigt sich in der Jodlösung auch das Hüllplasma sehr körnerreich. Diese Behandlung lehrt zugleich, dass mit beginnender Sonderung der Sporenmutterzellen die Wandungszellen des Mikrosporangiums stärkehaltig werden. Die Stärke wird in den Chloroplasten der Wandungszellen erzeugt. Weiterhin wächst der Stärkereichthum dieser Chloroplasten sehr bedeutend und nimmt erst nach der Anlage der Glochiden ab, wobei gleichzeitig Stärkekörner innerhalb der Sporen in den Massulae sich einfinden. Dass die Sporen an ihren Zellkernen kleine Leucoplasten führen, ist zuvor schon zu constatiren. In der abgeflachten Wandungszelle reifer Sporangien ist dann die Stärke schliesslich völlig verschwunden.

Die feineren Details derjenigen Vorgänge, die zur Differenzirung der Kammern in den Massulae und zur Bildung der Glochiden führen, sind nur an entsprechend gehärteten Sporangien-Anlagen zu gewinnen. Ich kam am besten mit Alcohol-Material aus, das ich in Chloralhydratlösung, [1]) die zur Hälfte mit Jodglycerin versetzt war, untersuchte. Ausserdem wurden auch Safranin- und Haematoxylin-Tinctionen vorgenommen, die gefärbten Objecte in Alcohol entwässert

---

1) 8 Gewichtstheile Chloralhydrat auf 5 Gewichtstheile Wasser.

und in Origanumöl untersucht. Endlich kamen auch gefärbte und ungefärbte Präparate in Carbolsäure zur Beobachtung. Vielfach war ein Zerdrücken der so behandelten Objecte von Nutzen, oder es wurden die einzelnen Theile derselben mit Nadeln freigelegt. Aus allen Beobachtungen ging übereinstimmend hervor, dass während der Grössenzunahme der Massulae-Anlagen eine Einwanderung von Substanz in dieselben von dem umgebenden Plasmodium aus erfolgt. Und zwar ist es Hyaloplasma, welches geformt in die flüssige Substanz der Blasen eindringt. Im frischen Zustande ist dies nicht zu sehen, weil dieses Hyaloplasma in seinem Brechungsvermögen kaum verschieden von der flüssigen Masse der Anlagen ist. An den gehärteten Objecten geben hingegen die körnigen Niederschläge Auskunft über die Verbreitung der Plasmamassen innerhalb der Blasen. Erst sind es nur spärliche Plasmastränge, welche die Hohlräume der Blasen durchziehen, dann nimmt deren Menge immer mehr zu, und die Anordnung der Körner verrät deutlich eine kammerige, im optischen Durchschnitt netzförmige Vertheilung. Was den Niederschlag anbetrifft, so tritt er im Anfang nur in Gestalt einzelner relativ grosser, unregelmässig abgerundeter Körner auf (Taf. I, Fig. 3); weiterhin werden diese Körner immer zahlreicher und kleiner (Fig. 4 und 5). Deutlich ist zu constatiren, dass die Kammerwände in diesen Körnermassen gebildet werden, innerhalb der die erzeugte Gallerte durchsetzenden Plasmaplatten. (Fig. 5). Den äusserst zarten, eben angelegten Kammerwänden haften noch längere Zeit in den Alcoholpräparaten kleinere Körner an (Fig. 6 a, 7) und fehlen erst in solchen Präparaten, in welchen die Kammerwände bedeutendere Dicke erlangt und beginnende Bräunung erfahren haben. Was nun die Natur der in den Alcohol-Präparaten innerhalb der Gallerte aufgetretenen Körner anbetrifft, so möchte ich nur erwähnen,

dass dieselben bei Jodbehandlung eine schön weinrothe Färbung annehmen. Sie dürften einem Kohlehydrat angehören und vielleicht dem Amylodextrin verwandt sein. Dieses Kohlehydrat steht zur Bildung der Gallerte in einer bestimmten Beziehung und ist es zu constatiren, dass auch diese Gallerte zur Zeit des Auftretens der Kammerwände eine deutlich röthliche Färbung verräth. Selbst in die bräunliche Nuance der Kammerwände mischt sich zunächst ein solcher röthlicher Ton, der aber schon auf dem nächsten Entwicklungsstadium sowohl in den Kammerwänden als auch in der Gallerte schwindet. Die Gallerte der Massulae mag nach alledem ein Ausscheidungs- oder Umwandlungsproduct des eingewanderten Protoplasma sein. Entwicklungszustände, die auf die Anlage der Kammerwände zunächst folgen, zeigen bei Haematoxylinfärbungen in jeder Kammer ein dünnes, scharf tingirtes Häutchen, das die innere Grenze der gequollenen Substanz angiebt und wie ein plasmatisches Gebilde reagirt. Dieses Häutchen kann stark verschrumpft und auf die Mitte der Kammer zusammengedrängt erscheinen oder auch ein weiteres Lumen umschreiben (Fig. 8). Es repräsentirt jedenfalls einen Rest der Plasmaplatten, aus welchen die Kammerwände hervorgegangen sind. Von diesen Kammerwänden werden die Plasmareste jetzt durch eine Gallertmasse getrennt, deren Quellbarkeit weiterhin abnimmt. In den reifen Massulae füllt die eingedrungene Luft die Räume fast bis zur Grenze der Kammerwände aus. Die Plasmahäutchen schwinden frühzeitig schon, jedenfalls durch Resorption.

Während die Einwanderung von Hyaloplasma in die Massulae sich vollzieht, nimmt die Dicke der plasmodialen Hüllschichten um dieselben ab. Das Protoplasma dieser Hüllschichten ist ziemlich grobkörnig, lässt ausserdem im fixirten Zustande kleine, stärker lichtbrechende, längliche Leucoplasten unterscheiden. Diese schwellen auf Zuständen,

welche der Kammerbildung in den Massulae kurz vorausgehen, nicht unbedeutend an und zwar weil in ihrem Innern die Bildung eines Kohlehydrats beginnt. Letzteres tritt in körniger Form in diesen Leucoplasten auf, die Körner werden aber an frischen Objecten unter dem Einfluss des Wassers alsbald desorganisirt. An Alcohol-Material erscheinen sie, sammt dem sie umschliessenden Leucoplasten, als flache Gebilde von ziemlich übereinstimmender Grösse und sind dicht in dem Hüllplasma vertheilt (Taf. I, Fig. 6b). Mit Jodlösungen nehmen sie weinrothe bis gelbbraune Färbung an, je nachdem nur die Färbung des Kohlehydrats oder auch der Leucoplastenhülle zur Geltung kommt. Die Färbung dieser Körner tritt wesentlich später als diejenige der Stärkekörner in den Chloroplasten der Sporangium-Wandung ein, hingegen ist in dieser Beziehung und in dem Farbentone nur eine geringe Differenz gegen die innerhalb der Massulae sich niederschlagenden Körner gegeben. — Erst nachdem eine schwache Bräunnng der Kammerwände in den Massulae begonnen hat, erfolgt die Anlage der Glochiden. Sie entstehen innerhalb des Hüllplasmas und an dickeren Stellen desselben können sich sogar zwei Glochiden kreuzen. Die Glochiden werden sofort ihrer ganzen Grösse nach erzeugt; ein nachträgliches Wachsthum der Anlagen findet nicht statt. Sie liegen alle mit flacher Seite der Oberfläche der Massulae an, diese Lage haben demgemäss auch ihre ankerförmigen Köpfchen. Eingeleitet wird die Anlage durch die Ausbildung gestreckter Hohlräume, um welche herum eine dünne, oft deutlich in aneinander gereihte Körner differenzierte Lage von Hüllplasma sich in eine dünne Membran verwandelt (Taf. I, Fig. 11a). An den beiden Enden dieser Anlage wird sofort ein solider Theil ausgebildet, der einerseits der Oberfiche der Massula ansitzt, andererseits bestimmt ist, als Ansatzpunkt des Ankers zu dienen. Die Bildung des letzteren folgt alsbald. Der-

selbe erscheint zunächst von körniger Beschaffenheit, wenig scharf umschrieben (Fig. 11a, b, c); wird aber alsbald homogen und bestimmt contourirt. Gleichzeitig mit dem Glochidenkörper erfolgt auch die Bildung der oberen Scheidewand in demselben. Eine bestimmte Beziehung der Lage zwischen den Zellkernen des Hüllplasma und der Glochiden-Anlage war nicht zu erkennen und muss es nur als Zufall gelten, wenn sich in Fig. 11a ein Zellkern nahe dem in Bildung begriffenen Glochidenkopf befindet. Die Leucoplasten mit ihren Einschlüssen liegen der Glochidenoberfläche vielfach an, in das Innere derselben werden sie nie aufgenommen (Fig. 11). Ist aber die Bildung der Glochiden vollendet, so schwindet das übrige unverbrauchte Hüllplasma sammt Zellkernen alsbald vollständig.

So entstehen diese eigenthümlichen Gebilde, die dem ersten Blicke nach Zellnatur zu besitzen scheinen, thatsächlich aber mit Zellen ebensowenig wie die Kammern in den Massulae etwas zu thun haben. Zu vergleichen sind dieselben, sowie die Substanz der Massulae überhaupt, nur mit Membranbildungen, wie weiterhin noch des Näheren erörtert werden soll. Die Entwicklungsgeschichte der Kammerwände in den Massulae schliesst an nachträgliche Differenzirungen an, wie sie in Zellhäuten zu beobachten sind; eine ähnliche Entwicklungsgeschichte wie sie die Glochiden bieten, ist mir aber bisher nur bei Anlage des Capillitiums der Myxomyceten, speciell von Trichia fallax, vorgekommen, wo das Cytoplasma im Sporangium um entsprechende Hohlräume herum, eine Wandung, die Wandung der Capillitiumröhren, bildet.[1])

Von den Reactionen der fertigen Substanz der Massulae und Glochiden war bereits die Rede, interessant erschien es, die Einwirkung einiger Reagentien auch auf die werdenden

1) Vergl. hierzu „Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax", Bot. Ztg., 1884, p. 308.

Gebilde zu verfolgen. Millon's Reagens färbt das Plasmodium in den Mikrosporangien-Anlagen dunkel ziegelroth, die Sporenhäute dunkel braunroth, die Kammerwände der Glochiden gleich nach ihrer Anlage bräunlich ziegelroth. Weiterhin nimmt die Färbung der Kammerwände bei dieser Einwirkung rasch ab. Die Glochiden färben sich von Anfang an nur schwach, am stärksten au denselben thuen es die Köpfchen. Eau de Javelle, die bekanntlich plasmatische Gebilde löst, veranlasst es, dass junge Mikrosporangien, bis auf die Sporen-Anlagen, alsbald leer erscheinen. Die Kammerwände der Massulae werden bis zur Zeit der Anlage der Glochiden vollständig gelöst, weiterhin beginnen sie zu resistiren. Ganz reife Massulae sind auch uach 24stündigem Liegen in Eau de Javelle unverändert. Die Umwandlung des Protoplasma in die Substanz der Glochiden geht hingegen sehr rasch von Statten, so dass dieselben fast von Anfang an sich widerstandsfähig zeigen.

Sehr wichtig musste es erscheinen, eine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der einen „Massula", wenn ich so sagen darf, von Salvinia natans der Untersuchung von Azolla anzuschliessen. Bei Salvinia bildet bekanntlich der gesammte Inhalt des Mikrosporangiums nur eine zusammenhängende Masse, die im Wesentlichen denselben schaumigen Bau wie die Massulae von Azolla aufweist und welche die Mikrosporen in sich birgt. Ich hatte schon früher angegeben, dass die Kammerwände der Massula von Salvinia durch Umwandlung eines kämmerigen Plasmagerüstes hervorgehen;[1]) es musste nunmehr festgestellt werden, ob nicht noch weitere Anknüpfungspunkte an Azolla sich aus der näheren Untersuchung ergeben würden. Dies ist nun in der That der Fall, ja die Vorgänge bei Salvinia sind in mancher

1) Zellhäute p. 132.

Beziehung berufen, den bei Azolla gewonnenen Resultaten eine noch festere Grundlage zu geben. Die Untersuchung ist auch hier am besten an Alcohol-Material, in Chloralhydrat-Jodglycerin, vorzunehmen. — Nach der Einwanderung der Tapetenzellen zwischen die Sporenmutterzellen erfolgt die Theilung der letzteren und man findet alsbald das Plasmodium sammt seinen Zellkernen gleichmässig zwischen den jungen Sporenanlagen vertheilt. Diese bilden jetzt ihre Häute aus, die sich alsbald gelb färben. Die Substanz des Plasmodiums ist auf diesem Zustande körnig, was die Sporangiumanlage entsprechend undurchsichtig macht. Während nun diese Sporangiumanlage grösser wird, treten Hohlräume in dem Plasmodium auf; auch wird die Substanz des letzteren durch theilweisen Schwund der Körner heller, was die ganze Sporangiumanlage wesentlich durchsichtiger erscheinen lässt. Die Hohlräume zeigen sich auch hier mit homogener Flüssigkeit erfüllt, in der die Sporen zu liegen kommen. Das Plasmodium sieht jetzt im optischen Durchschnitt wie ein grobes Maschenwerk aus, dessen Knotenpunkte die Zellkerne enthalten (Fig. 31). Diese Knotenpunkte beginnen alsbald anzuschwellen und vacuolig zu werden (Fig. 32), während die sie verbindenden Plasmabrücken grösstentheils eingezogen werden. So bekommen wir alsbald einen Zustand, in welchem das Mikrosporangium zellenähnliche, in einer homogenen, flüssigen Substanz eingebettete Gebilde zeigt, die durch schwache hyaloplasmatische Fortsätze netzförmig verbunden werden. Manche dieser zellenartigen Gebilde können fast vollständig von ihren Nachbarn getrennt worden sein, zum Theil vielleicht unter dem contrahirenden Einfluss der Reagentien. Jedes der zellenartigen Gebilde weist eine geschlossene plasmatische Umgrenzung auf und ein in unregelmässige Kammern getheiltes Lumen (Fig. 33). Unter Umständen kann auch ein einziges Lumen den ganzen Hohl-

raum erfüllen (Fig. 33 rechts). Meist liegt je ein Zellkern innerhalb dieser Gebilde, entweder in dem Kammerwerk zwischen den Vacuolen, oder an der äusseren Umhüllung (Fig. 33). Oefters trifft man auf solchen Entwicklungszuständen in den Alcoholpräparaten unregelmässig geformte, grössere oder kleinere Körner an, welche an beliebigen Stellen den zellenartigen Gebilden oder den Sporen ansitzen. Diese Körner nehmen in Chloralhydrat-Jodglycerin auch wohl eine weinrothe Färbung an, und dürften den gleichen Körnern bei Azolla entsprechen. Auch hier stehen diese Körner jedenfalls in Beziehung zu der Bildung der homogenen, flüssigen Massen, die weiterhin auch deutlich gallertartige Consistenz erlangen. Ueberhaupt führt aber der Vergleich dahin, manche Uebereinstimmung zwischen Salvinia und Azolla in den Vorgängen, die sich im Mikrosporangium abspielen, aufzudecken. Zum Unterschied von Azolla wird freilich bei Salvinia die homogene Flüssigkeit nicht zur Bildung einer bestimmten Anzahl abgeschlossener Anlagen benutzt, erfüllt vielmehr continuirlich den Raum, in welchem die zellenartigen, nur durch feine Brücken verbundenen Gebilde sich vertheilt zeigen. Wie nun aber bei Azolla von dem plasmodialen Hüllplasma aus Hyaloplasma in die Flüssigkeit der Blasen einwandert, so sehen wir dies auch hier von den zellenartigen Gebilden aus geschehen, denen somit ganz dieselbe Aufgabe wie dort dem Hüllplasma zufällt. Ja bei Salvinia ist diese Einwanderung noch viel leichter festzustellen und hebt jeden noch etwa möglichen Zweifel an der richtigen Deutung der Vorgänge bei Azolla auf. Während Zustände wie in Figur 33 nur wenige Hyaloplasmabrücken zwischen den aus den Plasmodium hervorgegangenen, zellenartigen Gebilden aufweisen, sieht man in den darauffolgenden Zuständen die Zahl dieser Brücken immer mehr und mehr zunehmen und sich ein System hyaloplasmatischer Kammern ausbilden,

welches die homogene Flüssigkeit der Hohlräume gleichmässig durchsetzt (Fig. 34, 35, 36). In das System dieser Kammern treten zum Theil direct auch die Vacuolen ein, welche das Innere der zellenartigen Gebilde eingenommen hatten. Dabei wird das sie umhüllende Plasma hyaliner und büsst seine körnigen Bestandtheile ein. So verlieren sich die Grenzen der zellenartigen Gebilde gegen die Umgebung und nur die den Zellkern umgebende körnige Partie setzt noch schärfer ab. Die Zahl der Kammern wächst aber noch zusehends, und die schaumige Masse wird dabei immer engmaschiger. Das dauert so lange fort, bis alles körnige Plasma um die Plasmodiumkerne verbraucht ist. Diese selbst beginnen hierauf stark lichtbrechend zu werden (Fig. 36), nehmen an Grösse ab (Fig. 37), und schwinden schliesslich vollständig aus dem Gefüge. — Ganz ähnlich wie bei Azolla resistiren die Kammerwände frischer Sporangien bei Salvinia erst von einem gewissen Entwicklungszustande an den Angriffen des Wassers, reagiren überhaupt in jeder Beziehung wie jene; nehmen entsprechend auch eine ähnliche braune Färbung an. Ebenso führen die Wände junger Mikrosporangien bei Salvinia Chlorophyllkörner und weiterhin eine Zeit lang reichlich Stärke. — Eine ziemlich häufige Erscheinung bei Salvinia ist es, dass während der Ausbildung der Kammerwände eine Anzahl Mikrosporen obliterirt.

Die reifen Makrosporocarpien von Azolla werden von einer einzigen Makrospore ausgefüllt.[1]) Von der Wandung des Makrosporangiums ist im fertigen Zustande nur noch ein Ueberrest am Scheitel der Makrospore vorhanden. Die reife Makrospore ist von einer dicken, bräunlich-gelben, radial gestreiften Exine umgeben, besitzt ausserdem eine complicirt gebaute Perine. An der Bauchseite der Spore hat

1) Ueber Azolla p. 63 ff.

die Exine die drei gewohnten, unter Winkel von 120° zusammenstossenden Leisten aufzuweisen. Die Perine besteht bei Azolla filiculoides an der Rückenfläche der Spore aus einer dicken, bräunlich gelb gefärbten Haut, die sich an zahlreichen Stellen zu grossen rundlichen Warzen erhebt, welche stellenweise durch seitliche Brücken zusammenhängen. An dem flachen Scheitel der Warzen wird die dicke Haut unterbrochen; im Innern sind die Warzen aber von schaumig-kammeriger Substanz erfüllt. Die nämliche Substanz trennt die dicke Haut von der Exine auch an den eingesenkten Stellen, dort aber nur in schwacher Lage. Von den flachen Scheiteln der Warzen entspringen ausserdem lange, feine, peitschenförmige Fäden, die in gewundenen Bahnen durch einander laufen und sich an der Oberfläche der Spore emporrichten, wenn dieselbe aus der Sporenfrucht befreit wird. Der Bauchseite der Spore sitzt ein eigenthümliches Gebilde auf, das ich als Schwimmapparat bezeichnet habe.[1]) Dieser Apparat besteht aus drei birnförmigen Körpern, die zusammen einen pyramidalen Complex bilden (Fig. 29). Die Structur der birnförmigen Körper ist eine schaumig-kammerige; sie schliessen in ihrem unteren angeschwollenen Theile, zwischen den Kammern, stets eine Anzahl gelblicher, unregelmässig contourirter Klumpen ein (Fig. 27, 29, 30). Jeder der drei birnförmigen Körper läuft an seinem verschmälerten oberen Ende in lange dünne Fäden aus, ähnlich denjenigen, welche wir den Warzen der Perine entspringen sahen. Diese Fäden folgen abwärts, durch einander verfilzt (Fig. 28), der Aussenfläche des Schwimmapparates. Wird die Makrospore aus dem Sporocarp befreit, so stülpt sich dieser Fadencomplex sammt der abgestorbenen, an dieser Stelle nur erhalten gebliebenen Resten der Sporangiumwandung nach aussen um und bildet

1) l. c. p. 64.

einen auf den Schwimmapparat zuführenden Trichter (Fig. 30). In geringer Anzahl entspringen die gleichen Fäden auch der unteren, inneren Fläche der birnförmigen Körper. Die birnförmigen Körper liegen mit ihrem unteren Theile eingesenkt in einer sehr engmaschigen, grobfaserig erscheinenden Masse, in welche die kammerige, um den Rand der Rückenfläche ringförmig angeschwollene Substanz der Perine übergeht. Aus diesen Vertiefungen werden die birnförmigen Körper leicht befreit (Fig. 30). Dieselben hängen auch seitlich nicht mit einander zusammen, können somit auseinander gedrängt werden, sofern das obere Stück der Sporangiumwand, der *die Fäden der Schwimmkörper stark anhaften, zersprengt* wird, wie dies thatsächlich bei der Keimung geschieht.[1] Das Makrosporocarpium ist wesentlich kleiner als das Mikrosporocarpium, birnförmig, die andere fast kugelig gestaltet. Die Wandung des Mikrosporocarpiums erscheint nur am Scheitel, diejenige des Makrosporocarpiums in der ganzen oberen Hälfte verholzt und rothbraun gefärbt. Dieser verholzte Theil reisst am Makrosporocarpium späterhin von dem unteren, unverholzten ab und deckt die freigewordene Makrospore. Erst vor der Keimung wird auch diese verholzte Kappe abgeworfen, und bei diesem Vorgang der Rest der Sporangiumwand, sammt *anhaftender Fadenschicht, umgestülpt. Der Scheitel des Makro*sporocarpiums ist ebenso wie derjenige des Mikrosporocarpiums von isolirten Anabaena-Zellen erfüllt (Fig. 29). Der erhalten gebliebene Theil der Sporangiumwand trennt diese Zellen von dem Schwimmapparat der Makrospore.

Die mikrochemischen Reactionen der Makrosporenhaut entsprechen denjenigen der Massulae und Glochiden. Es ist dieselbe Substanz, welche beide bildet. Manche Reactionen treten aber noch schärfer hervor. Der concentrirten Schwefel-

1) Vergl. die Abbildung bei Berggren, Om Azolla's prothallium och embryo. Fig. 16. Lunds Univ. Arsskrift. Tom. XVI.

säure resistirt die dicke Haut der Perine weniger als der Schaum und die Fäden, auch quillt diese Haut stärker als die Exine. Die resistirenden Theile färben sich dunkelbraun. Die Chromsäure steht der Schwefelsäure an Wirkung nach: *Chromschwefelsäure übertrifft beide und löst das ganze* Gebilde schliesslich vollständig auf. Bei Kalibehandlung nimmt die im frischen Zustand nur gelbliche Sporenhaut eine intensiv gelbe Färbung an, die Exine wird sogar braun. Alle diese Gebilde widerstehen auch längerem Kochen in Kalilauge. In Millon's Reagens wird die ganze Makrosporenhaut braungelb, besonders intensiv nach dem Erwärmen. Salpetersäure färbt sie gelb; nach Zusatz von Ammoniak braun ins Rothbraune. Am schwächsten reagiren immer die Fäden, sie bleiben meistens fast farblos, ähnlich wie die Seitenwände der Glochiden. Chlorzinkjodlösung veranlasst gelbbraune Färbung, die *auch an den Fäden zu erkennen* ist.

Die Anlage des Makrosporocarpiums stimmt mit derjenigen des Mikrosporocarpiums durchaus überein. Hier wie dort erhebt sich das Makrosporangium als erste Anlage aus dem Scheitel der Columella. Während aber in dem Mikrosporcarpium die Entwicklung dieses Makrosporangiums alsbald sistirt wird, sehen wir dasselbe in dem Makrosporocarpium kräftig *wachsen, die ganzen disponiblen* Nahrungsstoffe wohl an sich ziehen und so veranlassen, dass die tiefer entspringenden Mikrosporangien-Anlagen nicht über die allerersten Entwicklungsstadien hinauskommen. Aus ähnlichen Ursachen unterbleibt wohl auch jede Streckung der Columella. Weiterhin machen sich wohl auch correlative Einflüsse auf die Ausbildung der Sporocarpium-Wandung geltend, die alsbald eine von dem Mikrosporocarpium abweichende Form annimmt und in der Grössenentwickelung hinter derselben zurückbleibt. Die Entwickelungsgeschichte des Makrosporangiums gleicht derjenigen der Mikrosporangien, nur dass

der Stiel kurz bleibt, dafür aber von Anfang an grössere Dicke aufweist. Die Bilder der Anlage entsprechen durchaus denjenigen, die Heinricher für die Makrosporangien von Salvinia zur Darstellung gebracht hat.[1] In Uebereinstimmung mit den diesbezüglichen Angaben von Heinricher[2]) für Salvinia finde ich, dass auch in dem Makrosporangium von Azolla durch Theilung der Centralzelle nur ein achtzelliger Körper erzeugt wird. Es besteht hier somit derselbe Gegensatz zwischen den Mikrosporangien, die sechszehn Sporenmutterzellen bilden, und den Makrosporangien, welche nur acht erzeugen, wie bei Salvinia. Die Tapetenschicht ist auch hier, wie bei Salvinia, fast überall einschichtig und geben die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit auf, sobald die Sporenmutterzellen aus dem Verbande treten (Taf. I, Fig. 17). Alle acht Sporenmutterzellen führen die Theilung aus und die sämmtlichen 32 Sporenanlagen treten auseinander und werden durch das zum Plasmodium verschmolzene Plasma der Tapetenzellen getrennt. Eine Sporenanlage wächst nun aber allein weiter: es scheint, dass es die zufällig unterste, dem Grunde des Sporangiums nächste ist (Taf. I, Fig. 18). An Grösse rasch zunehmend, verdrängt die junge Makrospore das sie umgebende Plasmodium und die in demselben eingebetteten Sporenanlagen (Fig. 18). Letztere kommen in die stärkere Plasmaansammlung über der Makrospore zu liegen; nur selten findet man einzelne verirrt an deren Seiten. In durchsichtig gemachten, auf solchem Entwicklungszustande befindlichen Sporangien kann man unschwer die Zahl der vorhandenen Sporenanlagen feststellen; stets schwankt diese Zahl um dreissig. Die Makrospore zeigt sofort die richtige Lage im Sporangium, sie kehrt, ähnlich wie dies auch bei Salvinia der Fall, ihre Bauchseite

1) l. c. Taf. I, Fig. 1.

2) l. c. p. 497.

nach oben, während die Makrospore von Marsilia umgekehrt orientirt ist. Ihre Grössenzunahme ist von einer solchen des ganzen Makrosporangiums begleitet, und zwar dominirt zunächst die letztere. So kommt es denn, dass alsbald die Sporenanlage, sammt dem sie umgebenden Plasmodium das Sporangium nicht mehr ausfüllt und mit dessen Wandbelegen nur noch durch einzelne Plasmastränge zusammenhängt. So vornehmlich an der Rückenfläche der Spore (Fig. 19). Weiterhin holt die Sporenanlage das Sporangium in seinem Wachsthum wieder ein. Während dieser Grössenzunahme hat aber die Wand der Spore schon eine bestimmte Dicke erreicht und eine Bräunung erfahren. Das Wachsthum dieser von zahlreichen radialen Poren durchsetzten Wandung, der Exine, dürfte auf Substanzeinwanderung beruhen. doch lassen sich für dieselbe keine directen Anknüpfungspunkte gewinnen. Ist die Spore ausgewachsen, und ihre Exine fertiggestellt, so füllt sie das Sporangium so weit aus, dass sie von der Wandung desselben nur durch die Plasmodiumschicht getrennt erscheint. Diese Plasmodiumschicht ist auch jetzt an der Banchseite der Spore wesentlich stärker als an der Rückenfläche, und schliesst an der stärksten Stelle die in Schrumpfung begriffenen, dem Untergang geweihten Sporen ein. Um die Sporenreste beginnt jetzt die nämliche Erscheinung sich einzustellen, wie wir sie im Umkreis der Sporen im Mikrosporangium kennen gelernt haben, nämlich die Bildung heller Blasen. Diese führen zur Anlage von drei zunächst eiförmigen, mit flüssigem Inhalt erfüllten Hohlräumen, aus denen die Schwimmkörper hervorgehen (Taf. I, Fig. 20). Die Ausbildung dieser Hohlräume hat eine Verdrängung des angesammelten Protoplasma zur Folge, das die Hohlräume nunmehr umhüllt. Aehnlich wie in den Mikrosporangien nehmen die Hohlräume durch Einwanderung von Hyaloplasma und Bildung von Schleim aus demselben

an Grösse zu (Taf. II, Fig. 21), bis dass schliesslich die Differenzirung der Kammerwände erfolgt und damit die schaumige Structur dieser Schwimmapparate gegeben ist. In den *Chromatophoren der umhüllenden Plasmaschicht sind inzwischen* dieselben weinroth sich färbenden Körner, wie wir sie in den Mikrosporangien gesehen haben, in grosser Zahl aufgetreten und es beginnen sich alsbald Plasmastränge zu markiren, aus welchen die feinen Fäden hervorgehen, die den Schwimmkörpern entspringen. Die Entwicklungsgeschichte dieser Fäden ist somit eine ganz ähnliche wie diejenige der *Glochiden, nur dass erstere einen um so viel einfachern Bau* zeigen. In dem Netzwerk der Schwimmkörper haben die Sporenreste Aufnahme gefunden und sind, wie wir bereits wissen, in demselben als gelbe unregelmässige Klumpen auch an reifen Makrosporen nachzuweisen. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Hohlräume in der Plasmaansammlung an der Bauchfläche der Makrospore treten auch in der Plasmodiumschicht, welche die Rückenfläche umgiebt, hellere, mehr oder weniger regelmässig vertheilte Flecke, auf. Es sind das die ersten Anlagen der späteren Warzen (Taf. II, Fig. 23). Sie bilden, ganz wie die Anlagen der Schwimmkörper, mit flüssigem Inhalte erfüllte Hohlräume. Zwischen diesen Hohlräumen stellt das Plasmodium mit seinen Zellkernen und kleinen Chromatophoren ein continuirliches Netzwerk dar. Dieses ganze Netzwerk wird an seiner Innenfläche durch einen hellen Zwischenraum von der Exine getrennt. Hierauf bebeginnt auch hier in die Hohlräume der Warzen, wie auch in den letzt erwähnten Zwischenraum, Hyaloplasma einzuwandern, um Schleimmassen, schliesslich auch ein Kammerwerk zu bilden (Taf. II, Fig. 24). Dieses Kammerwerk ist im Innern der Warzen und nach der Exine zu weitlumig, englumig an der Peripherie. In die englumigen Aussentheile wandert weiterhin noch mehr Plasma ein und verleiht den-

selben ein grobkörniges Aussehen (Fig. 25a, b u. c). Dann folgt in der Aussenschicht des immer noch sehr körnerreichen Hüllplasmas die Ausbildung der langen Fäden, die den Warzen entspringen und der Sporangiumwand folgen. Hierauf erst schwindet allmählich alles das die Maschen zwischen den Warzen erfüllende Hüllplasma sammt seinen Körnern, wobei die Dichte der Aussenschicht am Perinium noch stetig wächst. Diese Aussenschicht gewinnt schliesslich ein stark lichtbrechendes, fast homogenes Aussehen (Fig. 26). Der Umstand, dass das körnerreiche Hüllplasma nur die Räume zwischen den Warzen erfüllt, erklärt es zur Genüge, dass die dichte Aussenschicht des Periniums am Scheitel der Warzen fehlt.

Wie aus dieser Entwicklungsgeschichte hervorgeht, sind auch die Schwimmkörper zur Perine zu rechnen und stellen nur einen besonders ausgebildeten Theil derselben vor. Dass die Substanz, welche die Kammerwände, die dichten Schichtentheile und die Fäden der Perine hier bildet, nicht verschieden von derjenigen ist, welche die Wände in den Massulae und die Glochiden erzeugt, ergiebt sich andererseits nicht allein aus dem mikrochemischen Verhalten, sondern auch aus der ganzen Entwicklungsgeschichte. Es handelt sich augenscheinlich um homologe Vorgänge und es ist instructiv zu verfolgen, wie hier an Mikro- und Makrosporen verschiedene Effecte durch die gleichen Mittel erreicht werden.

Die Anlage des Makrosporocarpiums ist, wie schon erwähnt, und wie die Figur 16, Taf. I, zeigt, die nämliche wie des Mikrosporocarpiums. Anabaena-Fäden dringen auch hier in das Gehäuse vor Verschluss desselben ein. Sobald der Verschluss über dem Sporangium vollzogen ist, beginnt sich die charakteristische Ausbildung des Makrosporocarpium-Gehäuses durch Streckung der beiden Zellschichten am Scheitel desselben zu markiren (Fig. 17, 18). Während rosa

Farbstoff in der oberen Hälfte des Gehäuses auftritt, wird in der unteren Hälfte reichlich Chlorophyll entwickelt und ist dieselbe später sehr stärkereich. Die Anabaena-Fäden werden alsbald zwischen Sporangiumscheitel und dem Sporocarpium-Gehäuse eingeengt und zerfallen in einzelne Zellen. Das Makrosporocarpium eilt, weil es nur ein Sporangium auszubilden hat, dem Mikrosporocarpium, mit dem es etwa zu Paaren steht, in seiner Entwicklung wesentlich voraus und ist schon fertig gestellt, wenn im Mikrosporocarpium die Entwicklung neuer Sporangien noch andauert. Hat aber das Makrosporocarpium seine volle Grösse erreicht, so verholzt das Gehäuse rasch in seiner oberen Hälfte und nimmt dort rothbraune Färbung an. Weiterhin schwindet grösstentheils das Chlorophyll und die Stärke aus der unteren Hälfte. Während der Fertigstellung der Makrospore erscheint die Sporangienwand bereits stark gedehnt und zwischen Sporenhaut und Sporocarpium-Wandung flachgedrückt. Weiterhin schwindet diese Wand vollständig, ausgenommen an ihrem oberen, freien Scheitel. Es ist zu constatiren, dass die Warzen der Perine im Allgemeinen mit dem Lumen, die Zwischenräume mit den Seitenwänden der Wandungszellen des Sporocarpium-Gehäuses zusammenfallen.

Die schaumige Structur der Perine von Salvinia natans stimmt so sehr mit derjenigen der einen Massula in dem Mikrosporangium derselben Pflanze überein, dass an eine gleiche Entwicklungsgeschichte von vorn herein zu denken war. Ein Gegensatz schien mir trotzdem früher zu bestehen, da ich zu finden meinte, dass die schaumige Substanz im Mikrosporangium unmittelbar aus dem schaumigen Plasma hervorgehe, die schaumige Substanz der Perine an der Makrospore hingegen von einer umgebenden Plasmaschicht aus gebildet werde.[1] Dieser Gegensatz gleicht sich

---

1) Zellhäute p. 134.

nunmehr aus. Denn auch im Mikrosporangium wandert ja aus den zellenartigen Gebilden, in welche das Plasmodium sich sondert, die Substanz erst aus, die das Kammerwerk in den angrenzenden Hohlräumen bilden soll. — Um die junge Makrospore von Salvinia sammelt sich alsbald die Substanz des Plasmodiums zu einer dichteren Schicht an. Diese Schicht führt in regelmässiger Vertheilung die Zellkerne. Die übrigen Sporenanlagen sind, Heinricher's Angaben entsprechend,[1]) nach der Peripherie verdrängt worden. Sie sammeln sich vornehmlich am Grunde der Makrospore und sind dort oft noch auf ziemlich vorgerückten Entwicklungszuständen anzutreffen. Wie ich in meinem Zellenbuche bereits angegeben hatte, geht die Perine an der Makrospore von Salvinia natans nicht aus unmittelbarer Differenzirung der Hüllplasma hervor,[2]) wird vielmehr an dessen Innenfläche ausgebildet. Verfolgt man den Vorgang näher, so sieht man, wie zwischen das körnige, die Zellkerne führende Hüllplasma und die Exine, eine neue, kammerige, an Höhe zunehmende Schicht, die Perine, eingeschaltet wird. Die Körnchen der Hüllschicht zeigen während dieses Vorganges eine deutlich radiale Anordnung, und auch die Seitenwände der Kammern in der Perine sind zunächst annähernd radial orientirt. Unschwer gelingt es, an Alcohol-Material auf allen Entwicklungsstadien, das Hüllplasma von der Perine-Anlage abzuheben und so ist es auch in dem in Fig. 38 dargestellten Falle theilweise geschehen. Das Kammerwerk der Perine-Anlage gleicht durchaus dem Kammerwerk einer jungen Massula-Anlage und das Alcohol-Material zeigt auch

1) l. c. p. 505.

2) Heinricher glaubte dies in seiner gleichzeitig mit meinem Zellenbuche erschienenen Abhandlung annehmen zu müssen, l. c. p. 508; Juranyi hatte zuvor schon Aehnliches behauptet, Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans 1873. p. 16.

dieselben Körner an den Kammerwänden (Fig. 38). Ebenso wird diese Anlage in Eau de Javelle zunächst gelöst und widersteht derselben erst nach der Fertigstellung. Im frischen Zustande zerstört Wasser schon das junge Kammerwerk, ganz ähnlich, wie wir das in den Massulae gesehen haben. In dem Maasse, als die Perine an Höhe zunimmt, wird das Hüllplasma in dessen Bildung verbraucht. Im Grunde genommen spielt sich der nämliche Vorgang wie bei Anlage der Kammern in den Massulae und der Perine von Azolla ab, nur dass eine Ausbildung mit flüssiger Substanz erfüllter Hohlräume nicht vorausgeht und hier gewissermaassen succedan entsteht, was dort simultan ausgebildet wird. Die Kammern der Perine werden hier fortschreitend von innen nach aussen erzeugt und so auch zugleich die Gallerte, die sie füllt. Die der Anlage zugekehrte Innenfläche des Hüllplasma geht so succedan in die Structur der Perine ein und erschöpft sich in derselben allmählich. Am Scheitel und an der Basis der Makrospore pflegt die Perine in stärkerer Schicht angelegt zu werden, dabei bildet sie sich am Scheitel in drei Lappen aus. Diese Lappen sind bis auf den Grund getrennt, weil das Hüllplasma den drei Leisten der Exine entlang nicht in Thätigkeit tritt. Diese Stellen müssen sich in der Aufsicht als Falten des Hüllplasma besonders markiren, und hängt damit die Angabe von Juranyi von den drei Plasmaplatten zusammen, die am Sporenscheitel zu beobachten sind.[1]) — Das Hüllplasma erscheint nach vollendeter Anlage der Perine auf eine zarte Schicht reducirt, in der die Zellkerne liegen. An Orten, wo die Hüllschicht die Sporangiumwand nicht herührte, verbanden sie zarte Plasmabrücken mit derselben. Alle diese Plasmareste und Zellkerne werden schliesslich resorbirt, erhärten auch wohl hier und da zu Strängen.

1) l. c. p. 17.

welche die Perine mit der Sporangiumwand verbinden. Währenddem nehmen die Kammern in der Perine-Anlage an Durchmesser zu, wobei sich deren Kammerwände verschieben. Die ursprünglich annähernd radiale Anordnung der Seitenwände dieser Kammern geht verloren, die körnigen Einschlüsse, die das Alcohol-Material zeigt, schwinden: die Kammerwände werden zugleich dicker, bräunen sich, und das Ganze erhält eine unregelmässig schaumige Structur.

Es ist wohl klar, dass die drei Lappen, welche die Perine an der Bauchfläche der Makrospore von Salvinia aufweist, den drei Schwimmkörpern an der Bauchfläche der Makrospore von Azolla entsprechen. Bei Azolla haben diese Schwimmkörper ja den nämlichen Bau, während an der Rückenfläche der Makrospore sich dort complicirtere Structurverhältnisse eingestellt haben. Da die verschiedenen Azolla-Arten im Bau ihrer Perine nicht unwesentlich von einander abweichen, so wird bei vorhandenem Material die Untersuchung über die ganze Gattung auszudehnen sein. Es wäre denkbar, dass sich dann in einzelnen Fällen eine weitere Annäherung an die Vorgänge bei Salvinia noch ergeben würde, namentlich vielleicht bei denjenigen Arten, die, wie Azolla pinnata und nilotica, die Perine an der Rückenfläche ihrer Makrospore zum Theil aus prismatischen Hohlräumen aufgebaut zeigen.

Die Vorgänge an der Makrospore von Salvinia vermitteln den Uebergang zu Marsilia, bei der die Bildung der Perine im Wesentlichen übereinstimmend um die Mikro- und Makrosporen vor sich geht. Ich kann für diese Vorgänge auf die Schilderung in meinem Zellenbuche verweisen [1]) und will hier nur das principiell Wichtige nochmals hervorheben. In den Mikrosporangien von Marsilia [2]) werden

1) 123 ff., und die Abbildungen auf Taf. VIII.

2) l. c. Taf. VIII, Fig. 128 bis 133.

um die jungen Mikrosporen mit flüssiger Substanz erfüllte Hohlräume ausgebildet, so dass diese Sporen nunmehr einzeln in helle Blasen eingeschlossen erscheinen. Diese Blasen erreichen hier aber nur einen geringen Durchmesser. Ihre Bildung auf Verquellung von Specialmutterzellwänden zurückzuführen, liegt ein stichhaltiger Grund nicht vor. In diese Blasen dringt geformter Inhalt nicht ein, vielmehr wird die Perine der Aussenfläche derselben aufgesetzt. Die Bildung desselben erfolgt ganz in derselben Weise wie diejenige der Perine an den Makrosporen von Salvinia. Das umgebende Plasmodium zieht sich von der Oberfläche der Blase zurück, mit gallertartiger Substanz erfüllte prismatische Hohlräume zurücklassend. Die Wände, welche diese Räume seitlich abgrenzen, entsprechen durchaus den Kammerwänden in den zuvor betrachteten Fällen; der Unterschied von Salvinia ist hier thatsächlich nur darin gegeben, dass die Kammern die ganze Höhe der in Bildung begriffenen Schicht einnehmen und eine regelmässige Vertheilung aufweisen. Diese Kammerwände wachsen somit an ihrer Aussenkante durch Ansatz immer neuer Hyaloplasmatheile aus dem angrenzenden Hüllplasma; gleichzeitig wird der Raum zwischen diesen Wänden mit gallertartiger Substanz ausgefüllt. Ob diese ausgeschieden wird oder durch Umwandlung bestimmter Hyaloplasmatheile an Ort und Stelle entsteht, ist nicht festzustellen. Gegen Reagentien verhält sich die werdende Perine ganz ebenso wie diejenige an der Makrospore von Salvinia, und weist auch an Alcohol-Material längs der Kammerwände dieselben körnigen Gebilde auf. Nachdem die Prismenschicht ihre definitive Höhe, die an der Rückenfläche der Mikrospore bedeutender als an der Bauchseite ist, erreicht hat, wird die Hautbildung eine Zeit lang sistirt, worauf eine homogene, farblose, stark quellbare Schicht, als äussere Perine-Schicht, den Prismen aufgelagert wird. Das restirende Hüllplasma

dient nur noch zur Ernährung der Sporen, die alsbald so weit gewachsen sind, dass sie die Blase ausfüllen und mit ihrer Exine die Perine erreichen.

Ganz die nämlichen Vorgänge wie in den Mikrosporen spielen sich, im grösseren Maassstab, bei der Bildung der Perine der Makrosporen von Marsilia ab.[1]) Eigenthümlich ist hier die sehr grosse Blase, die um die Makrosporen-Anlage gebildet wird. Schon ihre Grösse hätte von dem Gedanken abbringen müssen, dass es sich um die gequollene Mutterzellwand handle. Beim Aufreissen frischer Makrosporangien von entsprechendem Entwicklungszustand tritt aus solchen Blasen eine starklichtbrechende Flüssigkeit in das umgebende Wasser hervor, um sich in demselben zu vertheilen. Die Anlage der Makrospore füllt bei weiterem Wachsthum die Blase völlig aus, wobei die Wand der Makrospore so stark ausgedehnt wird, dass sie sich kaum mehr nachweisen lässt. Zuvor hat aber schon die Bildung der Perine begonnen. Zu diesem Zweck hat ein Theil der Masse des Plasmodiums sich sammt den Zellkernen der Oberfläche der Blase angelagert und ist dort in die Bildung derselben Prismaschicht eingetreten, wie wir sie an den Mikrosporen gesehen. Die Prismen sind auch hier mit gallertartiger Substanz erfüllt, doch von wesentlich weiterem Durchmesser; das erleichert den Verfolg ihrer Entwicklung, für welche ganz dasselbe wie für die Perine der Mikrosporen gilt. Aufblicke lassen die Prismaschicht als ein regelmässiges Netzwerk mit meist fünf- bis sechseckigen Maschen erscheinen. Dass diese in Bildung begriffene Perine vom Wasser desorganisirt wird, darauf hat schon Russow hingewiesen.[3])

1) Vgl. Zellhäute, Fig. 134 bis 149, Taf. VIII.

2) Vgl. Russow, Vergleichende Untersuchungen etc. Mém. de l'Acad. imp. d. sc. nat. de St. Pétersbourg, VII. Ser. Bd. XIX, Nr. 1 1872. p. 53.

3) l. c. p. 56.

Nach Fertigstellung der Prismaschicht folgt, auch hier erst nach einiger Ruhezeit und nachdem die Wände der Prismen sich zu bräunen begonnen, die Anlage einer äusseren homogenen Haut, die am Scheitel der Makrospore besonders kräftig entwickelt, deutlich lamellös ist, und sich mit Chlorzinkjodlösung auch leicht blau färben lässt. Diese Schicht dürfte somit aus einer der Cellulose nahe verwandten Substanz bestehen, zeichnet sich dabei durch sehr starke Quellbarkeit aus. Der lamellöse Bau lässt vermuthen, dass diese Schicht aus der Metamorphose auf einander folgender, apponirter Plasmalamellen hervorgegangen ist, doch muss ich den Nachweis hierfür schuldig bleiben. — Die sonstige Uebereinstimmung gestattet die Annahme, dass auch die homogene Aussenschicht der Perine an der Mikrospore denselben Ursprung habe, wenn es mir auch nicht gelingen wollte, einen lamellösen Bau in derselben nachzuweisen und deren Blaufärbung hervorzurufen. Instructiv ist es gewiss zu beachten, dass es das nämliche Hüllplasma ist, das um die Mikrosporen wie um die Makrosporen, nach einander zwei so verschiedenen Hautgebilden den Ursprung giebt. Dem Wesen nach ist es übrigens die nämliche Erscheinung, wie sie sich im Innern von Sporen- und Pollenzellen abspielt, wenn vom Protoplasten derselben aus zunächst die Exine, dann die Intine gebildet wird. — In der Bildung der homogenen Aussenschicht der Perine erschöpft sich das Hüllplasma um die Makrospore; ein bleibender Rest, sammt Zellkernen, wird schliesslich resorbirt. Nach vollendeter Anlage nimmt die Prismaschicht auch hier an Volumen zu, indem das Lumen ihrer Prismen wächst, deren regelmässige Gestalt zum Theil verloren geht. Die Aufsicht zeigt die seitliche Abgrenzung der Prismen schliesslich in Gestalt eines welligen Netzes.[1])

---

1) l. c. Taf. VIII, Fig. 147, 148.

Pollenhäute.

Um die wichtigen an den Sporenhäuten der Hydropterideen gesammelten Erfahrungen reicher, treten wir jetzt an die Entwicklungsgeschichte anderer pflanzlicher Membranen heran. Wir wenden uns zunächst an die Pollenhäute, und zwar diejenigen der Onagrarieen, weil dieselben die bei Hydropterideen gewonnenen Resultate nach gewissen Seiten hin am besten ergänzen.

Ich untersuchte zunächst Oenothera biennis, prüfte dann auch nochmals die auch früher schon von mir studirten Objecte.

Die jungen Pollenzellen der Oenothera biennis umgeben sich innerhalb der Tetrade mit eigener, zarter Haut: der Exine, wobei wieder, wie auch sonst so häufig, die späteren Austrittsstellen gleich aus einer von der übrigen Haut verschiedenen, durch stärkere Quellbarkeit ausgezeichneten Substanz gebildet werden. Wie in anderen Fällen liegen diese Austrittsstellen im Aequator des Korns, an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenfläche (Taf. IV, Fig. 53), und zeigen die Gestalt linsenförmiger, biconvexer Körper. Während die jungen Pollenkörner durch Auflösen der Tetradenwände frei werden, nimmt ihre Exine an Dicke zu, wobei alsbald eine Differenzierung derselben in zwei Schichten, eine Aussen- und Innenschicht, kenntlich wird. Diese Sonderung unterbleibt nur an den linsenförmigen Austrittsstellen, welche gleichzeitig in die Dicke wachsen und auch an Umfang gewinnen, so dass sie mit ihrem Rande nicht gequollene Wandtheile zu decken beginnen (Fig. 54.) Diese Deckung verhindert nicht ein eben solches Dickenwachstum jener Wandtheile wie der in unmittelbarem Contact mit dem Cytoplasma befindlichen (Fig. 54.) Diese Thatsache wird auf späteren Entwicklungszuständen noch auffallender (Fig. 55 ff.).

Die linsenförmigen Austrittsstellen, die Zwischenkörper, wie man sie genannt hat, drängen sich in der Folge stark aus dem Pollenkorn hervor (Fig. 55, ff.), sie bilden papillöse Vorsprünge an demselben. Da die Verdickung der von den Zwischenkörpern gedeckten ungequollenen Theile der Exine fortdauert, so kann die zu deren Ernährung verwandte Substanz nur aus der Entfernung stammen. Dieses wird besonders auffällig, wenn die Bildung einer stäbchenförmig differenzirten Mittelschicht, durch welche Aussen- und Innenschicht der Exine getrennt werden, beginnt. Diese Mittelschicht tritt in den von den Zwischenkörpern gedeckten Partien ganz eben so stark wie an anderen Orten (Fig. 58) auf. Da constatirt man nun aber auch, dass von dem Cytoplasma des Pollenkornes aus feinkörnige Substanzmassen in die Gallerte der Zwischenkörper einwandern, sich in derselben vornehmlich längs der zu ernährenden Wandtheile hinziehend. Behandelt man diese Objecte mit Salpetersäure und Ammoniak, so erhält man Gelbfärbung der eingewanderten Massen und der Exine, und man weist zugleich auch feine Verbindungsstränge zwischen den Körnchen nach. Es gelingt manchmal, einzelne solcher Stränge quer durch die ganze Gallerte der Papillen zu verfolgen.

Wie entsprechende Behandlung lehrt, bestehen die Zwischenkörper nicht ihrer ganzen Masse nach aus gleich dichter Substanz. Die zuerst, noch innerhalb der Specialmutterzellen, gebildeten Theile unterscheiden sich durch etwas schwächere Tinctionsfähigkeit im Congoroth und durch grössere Widerstandskraft gegen concentrirte Schwefelsäure, von den zunächst ausschliessenden Verdickungsmassen; dann folgt ein Abschluss aus stärker lichtbrechender Substanz (Fig. 55), der während seiner Dickenzunahme noch einen inneren, mehr körnigen, doch weniger dichten, und einen äusseren, mehr homogenen, dichteren Abschnitt erkennen lässt. Diese

letztgebildeten, scheibenförmigen Abschnitte zeigen in der Aufsicht zugleich, dass sie an den Rändern wesentlich dichter als in der Mitte sind. Die weniger dichte Mitte ist es, die vornehmlich von der körnigen Substanz durchsetzt wird, deren Körner oft deutlich reihenweise Anordnung zeigen. Auf vorgerückten Entwicklungsstadien sammeln sich die Körner an der Aussenseite der Scheibe (Fig. 58) und steigen von da aus in dünner Lage an den Seitenwänden der Papillen empor. — Zu der Zeit, wo die Abschlussscheiben gebildet werden, ist die Gallertmasse der Zwischenkörper besonders quellbar. Sie nimmt Wasser aus der Umgebung auf, durchbricht den Scheitel der Papille und ergiesst sich nach aussen. Die Papillen sinken hierbei zusammen (Fig. 56, 57). Während der Ausbildung der Mittelschicht nimmt die Quellbarkeit der Aussenschicht der Exine in Reagentien zu, sie trennt sich alsdann sammt der stäbchenförmigen Mittelschicht von der Innenschicht und schlägt zahlreiche Falten (Fig. 58, 59, 60). Die Innenschicht der Exine zeichnet sich, der Aussenschicht gegenüber, durch stärkeren Lichtglanz aus. An der Basis der Papillen weist die Innenschicht einen ringförmigen Vorsprung auf, der aber nur in ganz bestimmten Entwicklungszuständen sich scharf markirt (Fig. 58).

Die Grössenzunahme der Pollenkörner von Oenothera biennis ist während ihrer Ausbildung eine sehr bedeutende, wie der Vergleich meiner Figuren, die alle bei derselben Vergrösserung entworfen sind, lehrt. Es findet also eine ergiebige Massenzunahme aller Hauttheile statt, die hier sicher, wie wir das ja auch gesehen haben, nur durch Einwanderung neuer Substanzmassen möglich ist. — Die Abschlussscheiben der Papillen geben, so wie alle festen Theile der Exine, ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak.

Nachdem die Exine-Bildung der Hauptsache nach vollendet ist, wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollen-

körner ein und diese füllen sich mit Plasma. Dann folgt die Kerntheilung, worauf unter den Austrittspapillen die Intine angelegt wird (Fig. 59). Sie tritt in Gestalt je einer planconvexen Linse aus glasheller Substanz auf, welche in Folge ihrer Quellbarkeit stark nach innen zu vorspringt. Eine deutliche Cellulose-Reaction ist an derselben zunächst nicht zu erlangen. Ich habe weder beim Studium der Anlage der Intine, noch auf Querschnitten durch fertige Pollenkörner constatiren können, dass die Intine als zusammenhängende Haut den ganzen Plasmakörper umgebe; sie keilt sich vielmehr an ihren Rändern aus und läuft in eine zarte Membran aus, welche etwa in der Gegend endet, in der zuvor der ringförmige Vorsprung an der Innenschicht der Exine zu constatiren war (Fig. 59). Nach Anlage der Intine beginnt sich alsbald der Plasmakörper des Pollenkorns vorzuwölben und in die Substanz der Austrittspapillen einzudringen. Er durchbricht in der Mitte die Abschlussscheibe der Papille und wächst in die gallertartigen Theile derselben hinein. Hierbei zeigt er sich deutlich von der Intine umgeben. Die Abschlussscheibe wird bis auf ihre randständigen, resistentesten Theile verdrängt, letztere bleiben als ein unregelmässig vorspringender, zackiger Ring an der Innenschicht der Exine stehen. Von diesem Ring lässt sich annehmen, dass er als Ansatzstelle für die Intine dient, welche so an ihrem inneren Rande leicht eine entsprechende Befestigung findet. Von jetzt ab gelingt es mit Chlorzinkjod die Intine deutlich blau, wenn auch nur in hellen Tönen, zu färben. Alsbald hat die Intine die ganze Substanz der Austrittpapillen verbraucht und die festen Theile der Exine erreicht (Fig. 61), womit der fertige Zustand des Pollenkorns gegeben ist. Auf Querschnitten sieht die Haut an den Austrittsstellen so aus, wie es unsere Fig. 62 zeigt, wobei oft geschieht, wie es auch in unserer

Figur zu sehen, dass die Aussenschicht der Exine, sammt Stäbchen, von der Innenschicht durch das Messer abgelöst wird.

Lässt man Chlorzinkjodlösung auf die verschiedenen Entwicklungszustände der Pollenhaut einwirken, so constatirt man, dass die zuerst gebildete, noch nicht in eine Aussen- und Innenschicht differenzirte Haut sammt den linsenförmigen Zwischenkörpern mehr oder weniger deutlich die Cellulose-Reaction giebt. Nach erfolgter Spaltung der Haut bleibt die äussere Schicht bei Chlorzinkjodbehandlung zunächst farblos, während die innere rasch in braunen Tönen sich färbt. Die Substanz der Zwischenkörper nimmt violettbräunliche Nuancen an, wobei die zuerst erzeugten linsenförmigen Theile heller blciben. Die Innenschicht der Exine wird bei fortschreitender Verdicknng ausgeprägt gelbbraun gefärbt, so weiterhin auch die Aussenschicht und sehr präggnant auch, von ihrem ersten Auftreten an, die stäbchenförmig differenzirte Mittelschicht. Sehr dunkelbraune Färbung zeigen endlich anch die Abschlussscheiben der Papillen und zwar vornehmlich in ihren Randtheilen. — Ganz entsprechend der Gelbbraunfärbung durch Chlorzinkjodlösung schreitet die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Gelbfärbung durch concentrirte Schwefelsäure fort. Die ganz jungen Pollenkörner bleiben nach Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak, sowie nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure farblos, weiter folgen die Farbenerscheinungen an denselben Theilen der Wand, in derselben Reihenfolge und mit derselben relativen Intensität, wie wir sie für die Gelbraunfärbung mit Chlorzinkjodlösung angegeben haben. Der Hochgelbfärbung in Schwefelsäure geht auf jüngeren Entwicklungsstadien eine bräunlich-gelbe Färbung voraus. Parallel den geschilderten Tinctionen läuft auch diejenige mit Millon's Reagens, die deutlich ziegelroth-braune Farbentöne ergiebt. Die Mittelschicht und die

Ränder der Abschlussringe sind die stärkst gefärbten Partien. Noch instructiver ist endlich die Behandlung mit Eau de Javelle, welche die sich mit Chlorzinkjodlösung, Salpetersäure-Ammoniak und Millon's Reagens am stärksten färbenden Partien am meisten angreift. Es bleibt nach längerer Ean de Javelle-Einwirkung auf die Pollenhaut mittlerer Entwicklungsstadien schliesslich nur ein Skelett zurück, das vornehmlich aus der Aussen- und Innenschicht der Exine besteht. Die Mittelschicht wird fast vollständig herausgelöst.

So lässt sich denn in der Entwicklung der Pollenhaut bei Oenothera biennis sicher constatiren, dass das Cytoplasma neben und nach einander verschiedene Membranstoffe bildet und dass gebildete Membranen durch Einwanderung neuer Substanz nachträglich verändert werden. Die Anlage und das Wachsthum der Haut beruhen hier, wie sich das aus der combinirten Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte und der Reactionen ergiebt, zunächst auf der Bildung einer zarten Membran und ihrer linsenförmigen Zwischenkörper aus der Aussenschicht des Plasmakörpers, dann auf einer Verdickung der Zwischenkörper durch Apposition und ihrem weiteren Wachsthum durch Einwanderung neuer Substanzmassen, und in einer Dicken- und Flächenzunahme, so wie innerer Structurdifferenzirung der übrigen Theile der Exine durch Substanzeinwanderung. Dass die letzt gedachten Hauttheile hier von Anfang an in solcher Weise wachsen, das zeigt unzweifelhaft das Verhalten ihrer von der Substanz der Zwischenkörper gedeckten Partien. Deu Schluss stellt die Anlage der Intine vor, welche nur unter den Zwischenkörpern entsteht und eine unabhängige Neubildung ist.

Die anderen den Onagrarieen entnommenen Beispiele, die in meinem Zellhautbuche[1]) Behandlung fanden, lassen

---

1) l. c. p. 95 ff.

sich nun im Anschluss an Oenothera biennis unschwer deuten. Die dort gegebenen Figuren sind auch richtig, bis auf den Umstand, dass ich die Anlage der Intine übersah und den in die Austrittspapille vordringenden Pollenschlauch von der Substanz derselben umgeben glaubte. Oenothera rosea, welche ich damals untersuchte, verhält sich fast ganz ebenso wie Oenothera biennis; das Einwandern von Körnchen in die Substanz der Austrittspapillen ist dort fast noch auffallender; die Verschlussscheibe, fast gleichmässig in ihrer ganzen Dicke entwickelt, ebenfalls deutlich von körnigen Streifen durchsetzt. Die Stäbchenschicht ist bei Oenothera rosea schwächer ausgebildet, dagegen setzen sich unregelmässige körnige Vorsprünge an der Innenfläche der Innenschicht innerhalb der Papillen bis gegen den Scheitel derselben fort.

Bei Gaura biennis [1]) sind es quere, leistenförmige Vorsprünge, welche jenseits der Abschlussscheiben von der in die Papillen eingedrungenen Substanz der Innenfläche der Exine aufgesetzt werden. Nachdem der Pollenschlauch die Papille ausfüllte, erscheint daher der Ring, wie die jenseits derselben liegenden Wandtheile, mit Vorsprüngen versehen, die im optischen Durchschnitt wie die Zähne eines Kammes aussehen und gegen den Scheitel der Papille zu allmählich an Höhe abnehmen. Dass alle solche Vorsprünge dazu beitragen werden, die an ihrer Spitze einer fortgesetzten Dehnung unterworfenen Intine an ihren Ansatzstellen innerhalb des Kornes zu fixiren, ist ohne Weiteres klar. Gaura biennis ist vielfach mit mehr als drei im Aequator vertheilten Austrittsstellen versehen. Die stäbchenförmige Mittelschicht wird bei Gaura biennis nur schwach entwickelt, die Scheibe, welche den Abschluss der Papillen bildet, entspricht derjenigen von Oenothera rosea.

---

1) *l. c. p. 95 und Taf. VI, Fig. 39—55.*

Mit Gaura biennis habe ich auch alle dieselben Reactionen wie mit Oenothera biennis durchgenommen. In beiden Fällen decken sich die Erscheinungen, so dass ich deren Schilderung hier nicht wiederholen will. Bemerkt sei nur, dass die Cellulose-Reaction mit Chlorzinkjod an der jungen Pollenhaut und ihren Zwischenkörpern hier leichter gelingt und deutlicher ist als bei Oenothera, und dass die an der Innenschicht der Exine, innerhalb der Papillen, auftretenden, bei Oenothera biennis fehlenden Leisten vom Augenblicke ihres Auftretens an durch Chlorzinkjodlösung intensiv gelbbraun gefärbt werden.

Für Epilobium Dodonaei brauche ich im Wesentlichen nur zu wiederholen, was ich in meinem Zellhautbuche[1]) gesagt habe und auf die dortige Figur[2]) zu verweisen. Die drei Austrittsstellen werden ganz ebenso wie bei Oenothera angelegt, dann durch eine Scheibe abgeschlossen, die dichter in ihrem nach aussen gekehrten Theile ist. Die cutinisirenden Theile der Exine nehmen an Dicke zu, auch in den von der Substanz der Austrittspapillen verdecken Stellen, und erfahren auch eine Spaltung in eine Aussen- und Innenschicht, zwischen welche eine nur sehr schwache Stäbchenschicht eingeschaltet wird. Das Einwandern körniger Substanz in den äusseren Theil der Papillen ist hier ganz besonders auffallend. Der dichtere Theil der Abschlussscheibe wird nach der Mitte zu dünner, wobei diese Scheibe an ihrer Aussenseite stark concav erscheint. Im Umkreis des inneren, weniger dichten Theiles der Abschlussscheibe werden der Innenschicht der Exine quere Leisten nach Art derjenigen von Gaura aufgesetzt. Ebensolche, wenn auch schwächere Leisten, bilden sich auch weiter nach aussen innerhalb der Papille Die Abschlussscheibe reicht hier sehr tief in das Zelllumen

1) l. c. p. 99.
2) Taf. VII, Fig. 65.

hinein, bis an diejenige Stelle, welche sich bei Oenothera biennis als ringförmiger Vorsprung zeichnet. Auch hier wird hierauf die Intine unter den Papillen angelegt und letztere durch den vordringenden Schlauch ausgefüllt.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich nur bemerken, dass auch bei Clarkia elegans,[1]) unter sonst übereinstimmenden Verhältnissen, eine Abschlussscheibe an den Papillen angelegt wird, die im Innern weniger dicht ist,[2]) was, bei der späteren Durchbrechung, zwei Ringe am Grunde der Papillen giebt. Die Innenfläche der Exine innerhalb der Papillen bleibt bei Clarkia elegans glatt; eine Trennung der Exine in eine Aussenschicht und Innenschicht wird vollzogen, doch unterbleibt die Ausbildung einer mittleren Stäbchenschicht. Dessenungeachtet trennt sich unter dem Einfluss der Reagentien die stärker quellende Aussenschicht leicht von der Innenschicht. Körnige Bildungen in den Abschlussscheiben und längst der Wände in den Papillen lassen erkennen, in welcher Weise auch bei Clarkia die das Wachsthum der Wand vermittelnde Ernährung vor sich geht.

In seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen[3]) sucht Wille zu zeigen, wie namentlich bei Onagrarieen die Appositionstheorie nicht ausreiche, um die Wachsthumvorgänge der Pollenhaut zu erklären.[4]) Die Einwände als solche sind berechtigt, die Schilderung, welche Wille hierauf von der Entwickelung der Pollenhaut von Oenothera biennis giebt, ist aber weniger

---

1) Vgl. Zellhautbuch p. 98 und Taf. VI, Fig. 61—64.

2) Das Weitere über den Bau dieser Scheiben ist l. c. zu vergleichen.

3) N. Wille, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membran durch Intussusception, Christiania 1886.

4) l. c. p. 12.

zutreffend. Wille bemerkt es nicht, dass die Pollenkörner schon innerhalb der Specialmutterzellwände die linsenförmigen Austrittsstellen anlegen. Bei ganz jungen Pollenkörnern soll die Wand ganz einfach sein, aber wenig später sich in drei Schichten spalten, deren wasserreichste, innere, an drei Stellen besonders zunimmt. Die Substanz dieser Stellen soll alsdann an Höhe und Breite gewinnen und wasserhaltiger werden, was man sich nur durch Einlagerung von neuen Micellen mit grossen Wasserhüllen erklären könne. „Durch die starke Einlagerung von Micellen mit grossen Wasserhüllen wird zuletzt der alte Micellarbau in der Zwischensubstanz zerstört, welche zuerst ein körniges Aussehen annimmt, indem noch eine losere Micellarbindung besteht; aber zuletzt wird diese gänzlich sowohl in der eigentlichen Zwischenschicht wie in der sie nach innen zu begrenzenden Membranlamelle gesprengt und die dort angesammelten mehr oder minder desorganisirten Cellulosemicellen werden nun vom Protoplasma aufgenommen, welches sich so ganz in die Ausbuchtungen hinausdrängen kann." So werden die sich hier abspielenden Erscheinungen auf Grund der Intussusceptions-Theorie erklärt. Von der Ausbildung der stäbchenförmigen Mittelschicht in der Haut ist weder in der Beschreibung noch in den Abbildungen etwas zu finden; ebenso wird das Wachsthum der Haut an den Seiten der Papillen nicht bemerkt, welches ganz besonders gegen die Appositionstheorie in's Feld hätte geführt werden können, aber auch schwer mit Hülfe grosser und kleiner Cellulose-Micellen seine Erledigung fände. Wie nämlich ohne Betheiligung lebendiger Stubstanz, die wir in die Haut einwandern lassen, diese grossen und kleinen Micellen sammt Wasserhüllen ihren Weg durch die Zwischensubstanz bis zur Haut finden, in diese eindringen und dort bestimmte Structurirung veranlassen sollten, wäre schwer zu erklären. Wie Wille weiter dazu gelangt, die Innen-

schicht der Exine als Intine zu bezeichnen,[1]) mag dahingestellt bleiben.

Die bei den Onagrarieen gesammelten Erfahrungen sollen uns die, so hoffe ich, richtige Deutung des Wachsthums auch solcher Pollenkörner erleichtern, die mit Auswüchsen auf ihrer Oberfläche versehen sind. Wir wenden uns zunächst an den Senecio-Pollen.

Die Pollenkörner von Senecio vulgaris sind ellipsoidisch, im trocknen Zustande an drei, um je ein Drittel des Umfangs auseinander liegenden, meridian verlaufenden Streifen eingefaltet. Innerhalb der Falten im Aequator des Korns wölbt sich die Pollenhaut papillenartig vor, die Austrittsstellen für den Pollenschlauch bildend. Den besten Einblick in den Bau der Pollenhaut erhält man in Chloralhydratlösung, namentlich wenn man Alcohol-Material und nicht völlig reife Pollenkörner zur Betrachtung wählt. Unser Bild 8, Taf. III, ist nach einem solchen Präparat entworfen und stellt den optischen Durchschnitt eines Pollenkorns bei aufrecht stehender Läugsachse dar.[2]) Die Pollenhaut weist zwei getrennte Schichten auf, die innerhalb der Falteu sich zu einer einzigen Membran vereinigen. Die Choralhydratlösung veranlasst, besonders an dem noch nicht völlig ausgereiften Korn, eine ungleiche Quellung der beiden Schichten, wodurch diese von einander getrennt werden und um so deutlicher in die Erscheinung treten. Die Aussenschicht ist mit scharf zugespitzteu Stacheln bedeckt, die in der oberen Hälfte homogen erscheinen, in der unteren hingegen von körnigen Streifen durchsetzt sind, welche nach der Oberfläche der Stacheln zu ein wenig divergiren. Von oben gesehen erscheinen diese

---

1) l. c. p. 16.

2) Für das Bild eines ganzen Pollenkorns von Senecio vulgaris vgl. die Figur 99 auf Taf. VII. meines Zellenbuches, die Beschreibung ebenda. p. 105.

Streifen als dunkle, im Innern des Stachels vertheilte Punkte. Die Innenschicht der Haut zeichnet sich durch stärkere Lichtbrechung von der äusseren aus und verräth eine mehr oder weniger deutliche radiale Streifung. Zwischen den Stacheln zeigt die Aussenschicht dieselbe Structur wie die Stachelbasis (Fig. 8). Während die Aussenschicht in der Choralhydratlösung vornehmlich an Flächenausdehnung gewinnt, nimmt die Innenschicht in radialer Richtung an Dicke zu. Sie erscheint als eine stark lichtbrechende, homogene Haut, in welcher Schichtung und Streifung nicht zu erkennen sind. Innerhalb der Falten zeigt die einfache Haut, zu welcher beide Schichten verschmolzen sind, die Dicke und Beschaffenheit der Innenschicht. Die Ausstülpungen dieser Haut im Aequator, die zur Pollenschlauchbildung dienen sollen, verquellen im Chloralhydrat sehr bald, so zwar, dass nur ein dünnes, innerstes Grenzhäutchen von derselben zurückbleibt. So ist es auch an zwei der Ausstülpungen in Fig. 8 dargestellt, während an der dritten das Bild nach einer etwas höher gelegenen Stelle der Falte, oberhalb der Ausstülpung, ausgeführt wurde.

Diese Schilderung dürfte zur Orientirung vor Eintritt in die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung genügen.

Zu diesem Zwecke diente vornehmlich frisches Material, dass ich mit concentrirter Salpetersäure, respective concentrirter Schwefelsäure, behandelte. Meridiane Längsschnitte durch entsprechend junge Blüthenköpfchen wurden in einen Tropfen der concentrirten Säure gelegt, mit Deckglas bedeckt und nach einiger Zeit letzteres mässig angedrückt. Die einzelnen, durch die Säure erweichten Blüthen treten bei solchem Druck leicht aus einander und sind unter der Einwirkung der Säure auch so durchsichtig geworden, dass die Untersuchung des Antheren-Inhalts keine Schwierigkeit mehr bereitet. Unter Umständen wurde der Druck bis zu theil-

weiser Befreiung des Inhalts der Staubfächer gesteigert. Die Säuren fixiren den Inhalt der Staubfächer so weit als nöthig, und führen die jungen Pollenkörner unversehrt der Beobachtung zu. Das Studium der jüngsten, noch von den Mutterzellen umschlossenen Entwicklungszustände wurde hingegen an frischem Material in Wasser und an Alcohol-Material in Glycerin vorgenommen, da die Mutterzellwände in den Säuren sofort verquellen.

Zunächst ist leicht festzustellen, dass die Membran der Specialmutterzellen an der Bildung der Pollenhaut nicht betheiligt ist. Die innerste Membranschicht der Specialmutterzellen markirt sich hier überhaupt nur schwach und widersteht der Auflösung nur wenig länger als deren übrige Theile. Hingegen gelangt man zu dem Ergebniss, dass es auch hier die Hautschicht der Pollenzelle selbst ist, die sich in die Membran verwandelt (Taf. III, Fig. 1). Namentlich sieht man dies gut an Alcohol-Material an Orten, wo sich der Zellinhalt partiell von der werdenden Zellhaut zurückgezogen hat (Fig. 1, rechts). Das von der zarten Membran umgebene Pollenkorn beginnt sich sofort, dem fertigen Zustande gemäss, innerhalb meridian vertheilter Streifen zu falten. Es hängt dies mit einer ungleichen Ernährung der jungen Haut zusammen. Zwischen den drei sich einfaltenden Streifen ist das Flächen- und Dickenwachsthum der Haut stärker und wölbt sich dieselbe daher an jenen Stellen vor. Auf die Dickenzunahme der Haut zwischen den eingefalteten Stellen folgt dort auch eine Spaltung derselben in zwei Schichten. Es ist dies leicht bei Anwendung von Salpetersäure oder von Schwefelsäure zu constatiren (Fig. 2), wo die beiden Schichten quellend auseinander treten. Die Spaltung unterbleibt an den gefalteten Stellen, so dass die beiden getrennten Schichten der übrigen Haut dort zusammenlaufen. Es sind das fast die nämlichen Verhältnisse, wie sie uns in den Pollenkörnern

der Onagrarieen entgegengetreten sind und weisen sie hier auf die nämlichen Vorgänge hin. Namentlich entspricht das hier gegebene Verhalten demjenigen von Clarkia elegans, wo eine Trennung der Pollenhaut in eine Aussen- und Innenschicht ohne Differenzirung einer Mittelschicht erfolgt. Es ist klar, dass uns somit auch bei Senecio vulgaris in der doppelt zusammengesetzten Haut nur eine Exine entgegensteht. Sofort nach stattgefundener Spaltung der Exine beginnt an deren Aussenfläche die Anlage der Stacheln, als kleiner punktförmiger Erhöhungen (Taf. III, Fig. 2). Die Dicke der Innenschicht und so auch der eingefalteten Stellen nimmt hierauf rasch zu. Nächstfolgende Entwicklungszustände (Fig. 3, 4, 5), in concentrirter Schwefelsäure untersucht, zeigen alsdann wieder eine Dickenzunahme der Aussenschicht, ungeachtet dieselbe durch die Innenschicht vom protoplasmatischen Zellkörper getrennt ist. Ich glaubte früher, im Hinblick auf die bei Hydropterideen gesammelten Erfahrungen, für solche Vorgänge in allen Fällen die Thätigkeit der umgebenden Tapetenzellen in Anspruch nehmen zu können; doch kleiden diese Tapetenzellen bei Senecio vulgaris noch intact die Wände des Faches zu einer Zeit aus, in welcher die Stacheln an der Pollenhaut eine nicht unbedeutende Grösse bereits erreicht haben. So waren die Tapetenzellen noch unverändert in ursprünglicher Lage zu sehen, als die Pollenkörner das Stadium der Figur 4 erreicht hatten. Es kann sich somit auch hier nur um Bildungsvorgänge handeln, die durch Substanzeinwanderung vom Innern des Pollenkornes aus bedingt werden, und da hierbei neue, zuvor nicht vorhandene Structuren auftreten, so kann es nur lebendige Substanz sein, welche diesen Vorgang vermittelt. Diese lebendige Substanz muss die Innenschicht der Exine durchwandern, um in die Aussenschicht zu gelangen. So kommt es denn auch, dass die junge Pollenhaut vom Beginn ihres Dickenwachsthums an die Reactionen giebt, die cutinisirten

Membranen eigen sind und die in so vielen Reactionen mit den Proteïn-Substanzen übereinstimmen.

Die an der Exine zunächst sichtbar werdenden Stachelanlagen *sind homogen; sie repräsentieren die* Spitzen dieser Gebilde. Bei weiterer Grössenzunahme werden erst unter den homogenen Spitzen die von körnigen Strängen durchsetzten basalen Theile angelegt. Zugleich mit letzteren bildet sich auch zwischen den Stacheln die von eben solchen Strängen durchsetzte äussere Lage der Aussenschicht der Exine aus. Die innere Lage dieser Aussenschicht nimmt währenddem auch an Dicke zu und verräth radiale Streifung, die jedenfalls der Ausdruck ist für zahlreiche feine, diese Hautlage durchsetzende Poren. Ebenso wächst zusehends die Dicke der Innenschicht der Exine. Ein junges Pollenkorn in demjenigen Entwicklungsstadium, das Figur 5 uns vorführt, zeigt eigentlich bereits in der Anlage den ganzen späteren Bau der Pollenhaut; die vorhandenen Theile brauchen nur noch an Masse zuzunehmen, um den Zustand der reifen Pollenhaut (Fig. 6, 8, 9) zu erreichen. Die Intine ist kurz vor der Reife des Pollenkorns besonders quellbar, wie es das in Chloralhydratlösung liegende Pollenkorn der Figur 7 zeigt. Das starke Auseinanderweichen der beiden Häute macht solche Entwicklungsstadien sehr instructiv. Etwa auf dem Zustande der Figur 5 wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner ein und dienen zu ihrer Ernährung. Aus dem Inhalt dieser Tapetenzellen werden auch zahlreiche, orangerothe Oeltropfen erzeugt, welche auch der Aussenschicht der Exine, die Stachelspitzen ausgenommen, eine gelbe Färbung ertheilen. Durch längeres Liegen in Alcohol wird die Exine entfärbt.

Die Aussenschicht wie die Innenschicht der Exine nehmen, mit Salpetersäure-Ammoniak behandelt, intensiv gelbe Färbung an. Besonders kräftig färben sich die körnigen Stränge

an der Aussenschicht, am schwächsten an denselben die Stachelspitzen. Mit Millon's Reagens tritt die charakteristische Rothfärbung ein in derselben Abstufung. Rosafärbung mit Zucker und Schwefelsäure wollte hingegen nicht gelingen. Ebenso wenig eine Färbung mit dem neuen, von Krasser empfohlenen Reagens auf Eiweisskörper, dem Alloxan.[1]) Die Benutzung dieses Reagens gab ich überhaupt alsbald auf, weil sich dasselbe als wenig geeignet für mikrochemische Zwecke, selbst bei unzweifelhaftem Vorhandensein von Eiweisskörpern, erwies. Von concentrirter Schwefelsäure wird auch die Innenschicht der Exine auf keinem Entwicklungszustand angegriffen; ihr widersteht auch die Membran im Bereich der Falten, welche überhaupt in ihren Reactionen der Innenschicht gleicht. Es werden in der Schwefelsäure nur die Austrittspapillen gelöst, die auch in Kupferoxydammoniak schwinden und auch, wie schon früher erwähnt, in Chloralhydratlösung verquellen. Cellulose-Reaction mit Jod und Schwefelsäure ist auch an der Innenschicht der Exine nicht mit Deutlichkeit zu erzielen, vielmehr nehmen Aussenschicht wie Innenschicht hierbei alsbald rothbraune Färbung an. Am schwächsten gefärbt zeigen sich hierbei wiederum die Stachelspitzen. Auch an Austrittspapillen wollte sichere Cellulose-Reaction nicht gelingen.

Aus der Entwicklungsgeschichte und dem mikrochemischen Verhalten geht wohl zur Genüge hervor, dass auch die Pollenhaut von Senecio vulgaris durch Einwanderung von Substanz aus dem Cytoplasma des Pollenkorns wächst Die erste, zarte Hülle um das Pollenkorn geht aus der Hautschicht desselben hervor, nimmt dann aber an Umfang und

---

1) Untersuchungen über das Vorhandensein von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIV, 1886, p. 135.

Dicke zu, indem lebendige Substanz aus dem Zellinnern in dieselbe eindringt. Das zeigt sich zunächst schon in der Spaltung, welche die Hautanlage in eine Aussen- und Innenschicht zerlegt, eine Spaltung, welche innerhalb der eingefalteten Hautstreifen unterbleibt; dann zeigt sich dies noch prägnanter in dem Hervorwachsen von Stacheln aus der Oberfläche der Aussenschicht und der Structurirung, welche diese Aussenschicht in ihren äusseren Theilen erfährt. Nach erfolgter Spaltung ist die Substanz, welche die Verdickung der Innenschicht bedingt, etwas verschieden von der in der Aussenschicht auftretenden, entspricht andererseits derjenigen, welche den eingefalteten Stellen in deren ganzer Dicke zukommt. An letzteren zeichnet sich aber eine äquatorial gelegene Stelle, die Austrittsstelle des Pollenschlauchs, von Anfang an, durch ein etwas abweichendes Verhalten aus. Die Innenschicht zeigt nur mehr oder weniger deutliche radiale Streifung, sonst keine andere Structur; ob dieselbe so wie die eingefalteten Hautpartien nur durch Vermittlung der eingewanderten Substanzen, oder etwa auch durch Apposition neuer Lamellen wächst, muss dahingestellt bleiben. Die Annahme einer Apposition lässt sich nicht kategorisch ausschliessen, doch spricht gegen dieselbe der Umstand, dass die in Betracht kommenden Hauttheile auch während ihres Wachsthums, der ganzen Masse nach, der Schwefelsäure gleichmässig widerstehen und die Reactionen cutinisirter Substanzen zeigen. Dass diese Innenschicht aus einer etwas andern Substanz als die Aussenschicht besteht, das zeigt aber ihr Verhalten gegen Eau de Javelle, der sie länger als die Aussenschicht resistirt. Die Aussenschicht scheint mehr Substanzen zu enthalten, die sich in ihrem Verhalten dem eingewanderten Cytoplasma nähern. Zu bemerken ist, dass in den eingefalteten Membranstreifen die dem Zellinnern zugekehrten Theile stärker wachsen als die nach aussen gekehrten,

so dass der angrenzende Spalt die Substanz dieser Streifen zunächst in halber Dicke, später hingegen näher der Aussenfläche trifft. Der nach aussen von der Ansatzstelle des Spaltes gelegene Theil hat eben nicht mehr wesentlich an Masse zugenommen, während der innere um das Mehrfache dicker geworden ist. — Von einer Hautbildung, die als Intine bezeichnet werden könnte, habe ich nichts bei diesen Pollenkörnern gefunden, die quellbaren Austrittspapillen der Exine dienen zur Pollenschlauchbildung.

Die Pollenkörner von Passiflora coerulea, die ebenfalls schon häufig genug Gegenstand der Untersuchung gewesen sind[1]), besitzen annähernd kugelige Gestalt, doch mit drei etwas vorspringenden, buckelförmigen Erhebungen. Letztere erscheinen gleichmässig in einer Ebene um das Pollenkorn vertheilt. Die Pollenkörner sind grau gefärbt und zeigen eine zierliche Structur der Exine. Letztere ist in polygonale Felder durch Leisten getheilt, die in der Aufsicht aus aneinander gereihten, länglichen Körnern zu bestehen scheinen. Die Felder sind fein punktirt. Die drei buckelförmig vorspringenden, kreisförmig umschriebenen Hautpartien, die als Deckel bezeichnet worden sind, werden durch glatte Hautstreifen von dem „Mittelstück" der Haut getrennt. Behandelt man diese Pollenkörner mit hinreichend starker Chromsäure, so werden die Deckel von dem Mittelstück getrennt und flottiren frei in der umgebenden Flüssigkeit. Guten Einblick in den Bau der Haut kann man mit Chloralhydrat gewinnen, einen noch bessern auf Querschnitten. An letzteren (Taf. III, Fig. 15) stellen sich die vorspringenden Leisten als keulenförmige Gebilde dar, die mit schmaler Basis einer dünnen Membran: der Exine, inserirt sind. Inner-

---

1) Vgl. z. B. die Abbildungen bei Schacht, Ueber den Bau einiger Pollenkörner. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, Taf. XVIII. Figur 16—19.

halb der Felder entspringen dieser Membran wesentlich kleinere, sonst ähnlich gestaltete Keulen von unter einander gleicher Höhe, in annähernd regelmässiger Vertheilung. Sie sind es, die sich als Punkte in der Flächenansicht präsentiren. Die Querschnitte lehren mit Bestimmtheit, dass auch diese kleinen Keulen frei endigen, und dass keine gemeinsame Haut über denselben ausgespannt ist (Fig. 15). Im optischen Durchschnitt, an Chloralhydrat-Präparaten, ist dies nicht sicher zu entscheiden, da der obere Rand derselben einen fortlaufenden Contour bildet, der leicht als geschlossene Abgrenzung angesehen werden kann (Fig. 14). Unter der Exine liegt eine dicke, das Licht stark brechende Intine (Fig. 15, 16), welche eine radiale, auf das Vorhandensein zahlreicher Poren hinweisende Streifung, hingegen keinen lamellösen Bau verräth. An den zwischen dem Mittelstück und den Deckeln gelegenen Bändern ist die Exine auf die dünne Haut, die an anderen Orten die Keulen trägt, beschränkt (Fig. 14). Umgrenzt werden die Bänder von solchen Leisten wie die Felder, doch von geringerer Höhe. Diese Leisten keilen sich an ihren Rändern aus (Fig. 14). Die Intine ist unter den Bändern etwas weniger quellungsfähig und markirt sich aus diesem Grunde dort besonders stark (Fig. 14). An zarten Querschnitten gelingt es, die Intine mit Jod und Schwefesäure blau zu färben, doch muss hierbei sehr vorsichtig verfahren werden. Die in erhärtetem Gummischleim ausgeführten Schnitte sind trocken auf den Objectträger zu legen, ein Tropfen Jodtinctur auf dieselben zu bringen, mit Deckglas zu bedecken und hierauf vom Deckglasrande aus ein Tropfen verdünnter Schwefelsäure (2 Theile Schwefelsäure, 1 Theil Wasser) hinzuzufügen. An einzelnen Stellen, wo die Reagentien in richtigem Verhältniss zur Wirkung gelangen, nimmt die Intine alsdann eine blaue, richtiger violette Färbung an, die alsbald aber durch eine rothbraune Tinction

verdeckt erscheint. An den meisten Orten tritt sofort auch in der Intine, übereinstimmend mit der Exine, die rothbraune Färbung ein. Die Blaufärbung der Intine von Passiflora Lowei mit Jod und Schwefelsäure war bereits Schacht gelungen.[1]) Mit Chlorzinkjodlösung konnte ich keine Blaufärbung erhalten; sofort erfolgte an Exine wie Intine intensive Rothbraunfärbung. Dieselbe, wenn auch etwas weniger intensiv, ist mit Jodlösung allein schon zu erzielen. Die ganze Pollenhaut giebt auch ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure und Ammoniak, und Rothfärbung mit Millon's Reagens. Als ein selten vorkommender Fall ist zu verzeichnen, dass hier stellenweise auch Rothfärbung mit Alloxan gelingt. In Kalilauge wird die Pollenhaut gelb. Intine und Extine widerstehen der concentrirten Schwefelsäure; nur die unter den glatten Stellen der Exine gelegenen Austrittsringe der Intine werden gelöst. So verhalten sie sich auch, im Gegensatz zu den übrigen Hauttheilen, in Cuoxam. Eau de Javelle löst bei richtiger Regulirung der Einwirkung zunächst nur die Exine, während die ganze Intine im gequollenen Zustande erhalten bleibt. Die Austrittsringe quellen hierbei zunächst schwächer als die übrigen Theile der Intine und markiren sich scharf im Bilde (Taf. III, Fig. 13). Mit *Congoroth werden beide Pollenhäute nur schwach, intensiv* hingegen mit Fuchsin gefärbt.

Die reifen Pollenkörner von Passiflora coerulea sind von zahlreichen, orangegelben Oeltropfen umgeben, welche es auch sind, die der Pollenmasse das gelbe Aussehen verleihen. An der Oberfläche der Körner haftend findet man ausserdem noch weisse, ziemlich stark lichtbrechende Substanzmassen, von mehr oder weniger regelmässiger Tropfenform. Diese Massen erinnern ebenfalls in ihrem Aussehen an Oele, reagiren jedoch

1) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 132.

nicht als solche, zeigen vielmehr ganz dasselbe Verhalten wie die Substanz der Intine, mit der sie jedenfalls sehr nahe verwandt sind. Sie gehen wie das orangegelbe Oel aus dem Inhalt der Tapetenzellen hervor. Sie mögen, wie die Intine, aus einem Gemisch von Kohlehydraten und den Proteïnstoffen ähnlich reagirenden Körpern bestehen, denn sie zeigen, wenn auch etwas weniger prägnant wie die Intine, die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Rothfärbung mit Millon'schem Salze.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen lehren, dass der Inhalt der Specialmutterzellen sich mit einer eigenen Haut umgiebt, an deren Bildung auch hier die innere Verdickungsschicht der Specialmutterzellen nicht betheiligt ist. Noch vor Auflösung der Specialmutterzellen, in etwa 15 mm hohen Blüthenknospen, hat die Bildung der Leisten an der äusserst dünnen Pollenhaut: der Exine, begonnen. Diese Haut erscheint in Oberflächen-Ansicht bereits deutlich gefeldert. An befreiten Pollenkörnern bilden die Leisten alsbald deutlich vorspringende Höcker, zwischen welchen die Exine öfters schwach festonirt erscheint (Taf. I, Fig. 10). Die Bildung der kleinen Höcker in den Feldern folgt bald auf die Anlage der Leisten (Fig. 11). Es ist klar, dass alle diese Auswüchse ohne Betheiligung der Tapetenzellen entstehen, da die letzteren noch unverändert die Wand der Staubfächer einnehmen: auch hat ja, wie schon erwähnt, die Bildung der Leisten noch innerhalb der Specialmutterzellen begonnen. Es kann eben auch hier die zur Bildung der Auswüchse dienende Substanz nur in die Membrananlage eingewandert sein, um die Entstehung derselben zu veranlassen. Die junge Haut erscheint deutlich radial gestreift. An den ringförmigen Austrittsstellen werden Auswüchse nicht gebildet. In etwa 30 mm hohen Blüthenknospen, nachdem die Structur der Exine angelegt ist, die Pollenkörner aber doch erst etwa zwei

Drittel ihrer vollen Grösse erreicht haben, tritt die Intine auf. Ihre Entstehung aus der Hautschicht des Plasmakörpers fällt wieder in die Augen und die Behandlung mit contrahirenden Mitteln, so auch Alcohol-Glycerin-Präparate, geben auf solchen Entwicklungszuständen sehr instructive Bilder. Deutlich erscheint die Intine in den ersten Stadien ihrer Anlage, wie aus radial angeordneten Stäbchen aufgebaut (Fig. 12). Die Intine ist bereits angelegt, wenn die Tapetenzellen, deren Inhalt durch das Auftreten entsprechend tingirter Oeltröpfchen sich zuvor gelblich färbte, ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern.

Die in ihrer Einwirkung auf die fertige Pollenhaut besprochenen Reagentien wurden auch auf sämmtlichen Entwicklungszuständen angewandt und zwar mit stets übereinstimmendem Resultat. Denn Exine und Intine geben vom Beginn ihres Wachsthums an dieselben Reactionen wie im fertigen Zustande. Nur die Quellungsfähigkeit der Austrittsringe der Intine verändert sich mit dem Alter. In der Jugend sind diese Bänder besonders quellbar und geben daher auch keine charakteristischen Reactionen, weiterhin nimmt ihre Quellbarkeit ab und sinkt schliesslich, wie wir das gesehen haben, unter diejenige der angrenzenden Stellen.

Fassen wir die bei Passiflora coerulea gewonnenen Resultate zusammen, so ergiebt sich, übereinstimmend mit den früheren Fällen, eine Anlage der Exine als polleneigene Haut aus der Hautschicht des Pollenkorns. Dann ein Flächen- und Dickenwachsthum derselben durch Substanzeinwanderung, jedenfalls einer Einwanderung lebendiger Substanz aus dem Zellinnern, welche auch die Bildung der Auswüchse an der Aussenfläche der Exine besorgt. Hierauf Neubildung der Intine aus der Hautschicht des Plasmakörpers und Flächen- und Dickenwachsthum derselben, sowie auch noch der Exine, durch Einwandern von Substanz. Die Substanz, welche nach

Anlage der Intine zum Wachsthum der Exine verwandt wird, muss erstere passiren. Ob der Intine auch neue Lamellen durch Neubildung apponirt werden, muss dahingestellt werden. *Anknüpfungspunkte für eine solche Annahme sind aber nicht vorhanden. Exine und Intine erscheinen in ihrer stofflichen* Zusammensetzung nur gradweise verschieden: erstere ist reicher an den auf Cutin reagirenden Substanzen wie letztere. Die Austrittsringe der Intine zeichnen sich durch eine noch etwas weitergehende stoffliche Verschiedenheit aus.

Die von mir seinerzeit gemachten Angaben[1]) über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Malvaceen kann ich auch jetzt noch aufrecht halten, hingegen muss die Deutung, die ich den Entwicklungsvorgängen gab, modificirt werden.

Ich untersuchte Althaea rosea, Malva rotundifolia und M. crispa. Innerhalb der Specialmutterzellen der Tetrade, welche ein scharf markirtes Grenzhäutchen aufweisen, werden die Pollenzellen mit einer eigenen, zarten Haut umkleidet. Dieses konnte ich am schönsten bei Malva rotundifolia constatiren, und zwar an Schnitten, die ich frisch im Wasser untersuchte. Im Wasser platzten sowohl die Specialmutterzellen, als auch die polleneigenen Häutchen. Der Inhalt der Pollenzellen entleert sich nach aussen, während die polleneigenen Häutchen gefaltet in den Specialmutterzellen zurückbleiben. — Zwischen den Pollenmutterzellen selbst, sowie denselben und den Tapetenzellen, werden frühzeitig feine Körnchen sichtbar, welche aus der Substanz der sich lösenden Scheidewände hervorgehen. Etwas gröbere Körnchen entstehen weiterhin aus der Gallerte der Specialmutterzellen. Diese Körnchen nehmen mit Jod hellgelbe

1) l. c. p. 86. *Vergl. dort auch die Figuren Taf. V. u. VI. Fig.* 1—26.

Färbung an. Nach erfolgter Auflösung der Specialmutterzellen lassen die Tapetenzellen an ihren Innenflächen eine besondere Haut nicht mehr erkennen, doch behalten sie zunächst noch ihre Selbständigkeit bei. Die getrennten, jungen Pollenzellen beginnen rasch ihre Haut zu verdicken. Hierbei werden die zahlreichen runden, für diese Haut charakteristischen Poren sofort ausgepaart. Diese Poren dienen am fertigen Pollenkorne dem Austritt der zahlreichen Pollenschläuche; zuvor dürften sie dem jungen Pollenkorn die Stoffaufnahme aus der Umgebung erleichtern. Die auftretenden Verdickungsschichten zeigen sich stark quellbar; alsbald nach ihrer Anlage nimmt aber ihre Quellbarkeit ab. Bei relativ noch geringer Dicke der Pollenhaut beginnen sich die Stacheln auf deren Aussenseite zu erheben. Sie erscheinen wie Ausstülpungen dieser Aussenseite und zeigen zunächst im Innern nur geringe Dichte. Diese Dichte nimmt in der Folge rasch zu. Den jungen Stachelanlagen haften bei Althaea rosea und Malva crispa Körnchen von aussen an. An Alcohol-Präparaten bilden diese Körnchen oft Ringe an den Stachelanlagen, und zwar dann um alle Stacheln in gleicher Höhe. Es hängt letztere Erscheinung mit der Contraction zusammen, welche die jungen Pollenkörner im Alcohol erfahren. Die Betheiligung dieser umgebenden Körner am Wachsthum der Stacheln kann jedenfalls nur eine indirecte sein. Dieselben dürften als Nahrung der lebendigen Substanz dienen, welche die Ausgestaltung der Pollenhaut besorgt. Bei Malva rotundifolia fehlen solche Körnchen meist auch an Alcohol-Präparaten, oder sie sind in denselben nur spärlich vertreten und zeigen nur geringe Grösse. Das hängt dort mit ihrer spärlichen Bildung bei Auflösung der Mutterzellwände zusammen. — Nachdem die Stacheln der Pollenhaut eine bestimmte Höhe erreicht haben, wird an dieser Haut eine besonders ausgestaltete Aussenschicht von

radialem Bau differenzirt.[1]) Es ist das im Grunde genommen ein sehr ähnlicher Bau, wie wir ihn bei Senecio vulgaris kennen gelernt haben (Taf. III, Fig. 8), nur dass dort Innen- und Aussenschicht sich von einander trennen. Wir haben es somit in der Pollenhaut von Althaea rosea, von Malva rotundifolia, von Malva crispa, mit einer Exine zu thun, die eine relativ dünne Aussenschicht und eine weit mächtigere Innenschicht besitzt. Die Aussenschicht ist stäbchenförmig differenzirt und trägt die homogenen Stacheln; die Innenschicht lässt keine bestimmte Structur, vor Allem auch keine Schichtung erkennen. Innen- und Aussenschicht sind mit runden, relativ weiten Poren durchsetzt, die nach aussen nur von einem ganz zarten Häutchen abgeschlossen erscheinen.

Das polleneigene Häutchen nimmt gleich bei seinem Auftreten in Chlorzinkjodlösung einen bräunlichen Ton an. Nach begonnenem Dickenwachsthum wird diese Färbung ausgeprägt braun, und so färbt sich auch weiterhin die Exine, mit Ausnahme der Stacheln, die auch hier nur gelblich tingirt werden.

Die Stacheln haben ihre definitive Grösse fast erreicht, wenn die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben, um zwischen die Pollenkörner einzuwandern. Letztere füllen sich nun rasch mit Inhalt an, was bei der relativ grossen Dicke der Exine, vornehmlich durch Vermittlung der Poren erfolgen dürfte. Noch bevor die Füllung vollendet ist, tritt um den gesammten Inhalt des Pollenkorns die auf Cellulose reagirende Intine auf. Dieselbe ist sehr zart; zunächst quellbarer unterhalb der Poren der Exine. Noch vor Anlage der Intine führt der eine Zellkern des Pollenkorns die Zweitheilung aus.[2])

---

1) Vergl. in meinem Zellhautbuche die Figuren 17 u. 19 auf Taf. V.

2) l. c. Taf. V, Fig. 11.

Die junge Exine von Althaea rosea giebt sehr schön die erprobten Färbuugen mit Salpetersäure-Ammoniak und mit dem Millon'schen Salze, also die sogenannten Proteïn-Reactionen. Bei Malva rotundifolia wollte es mir zunächst nicht gelingen, diese Reactionen deutlich zu erhalten, bis dass es sich zeigte, dass man sie dort auf relativ sehr jungen Entwicklungsstadien vornehmen muss. Mit concentrirter Schwefelsäure werden die Pollenhäute der drei genannten Malvaceen, von Beginn der Stachelbildung an, schön rosenroth gefärbt. Diese Färbung geht in dunkelroth an der Exine der reifen Pollenkörner der beiden Malven über, während sie schliesslich rothbraun bei Althaea rosea wird. Sofort schön carminroth wird die Färbung bei Althaea rosea, wenn man die concentrirte Schwefelsäure auf trockne, unter Deckglas liegende Querschnitte der Pollenkörner einwirken lässt. Der Inhalt des Pollenkorns nimmt dann gleichzeitig hellgelbe Färbung an. Mit concentrirter Kalilauge wird die Exine von Althaea rosea, was wiederum am Schnitte am schönsten hervortritt, rothgelb gefärbt. Diese Färbung geht bei dem Erwärmen in Gelbbraum über. Bei längerer Einwirkung der Kalilauge wird sie rein gelb. Längeres Kochen in Kalilauge wird, wie auch bei anderen Pollenkörnern und Sporen, von der Exine gut vertragen. In dem Schulze'schen Macerationsgemisch wird die Exine der Pollenquerschnitte von Althaea rosea ganz durchscheinend und nach längerer Einwirkung schon in der Kälte in ölige, farblose Massen verwandelt und gelöst. Fast momentan erfolgt diese Lösung bei Erwärmung. Ebenso findet baldige Lösung in Eau de Javelle statt. — Eine Schichtung in der Exine gelang mir mit keinem dieser Reagentien hervorzurufen.

Holzstoffreaction war an den Pollen weder mit Anilinsulfat noch mit Phloroglucin und Salzsäure an den Querschnitten des Althaea-Pollens zu erzielen.

Fassen wir hier die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte und der Reactionen zusammen, so kommen wir etwa zu nachstehendem Resultate: Neubildung der polleneigenen Haut. Verdickung und Ausgestaltung derselben durch in dieselbe einwandernde Substanz. Neubildung der Intine. — Der Mangel jeglicher Schichtung in der Exine, sowie die Reactionen derselben schon während ihres Wachsthums sprechen dafür, dass dieselbe nicht durch Neubildung neuer Membranlamellen, vielmehr durch Vermittlung in dieselbe eindringender, lebendiger Substanzmassen wächst. Diese können auch allein das Hervortreten der Stacheln auf der Oberfläche und die nachträgliche Ausbildung der äusseren Stäbchenschicht veranlassen. An den Stellen, wo die Poren in der Exine ausgebildet werden, findet keine Einwanderung von Substanz statt und bleibt die Exine auf die ursprüngliche Dicke des polleneigenen Häutchens beschränkt. Dass dieses nicht etwa auch an anderen Stellen als solches fortbesteht und die Verdickungsmassen ihm nur apponirt werden, das zeigt auch der Umstand, dass es sich auf keinem Entwicklungszustande an den Stachelanlagen unterscheiden lässt. Unter allen Umständen müsste ja aber dieses Häutchen stark ernährt werden, um die Stacheln decken zu können. Die Substanz der Innenschicht der Exine bei den Malvaceen entspricht der Hauptsache nach in ihren Reactionen der Substanz der Intine bei Passiflora; doch gelang es bei ersterer nicht, unter irgend welchen Bedingungen Cellulose-Reaction zu erlangen. Bei den Passifloren ging die genannte Intine aus einer zunächst zarten, neu gebildeten Haut hervor, die weiter durch Substanzeinwanderung an Dicke zunahm. Bei Malven bleibt hingegen die am Schluss der Entwicklung angelegte Intine sehr zart und weist Cellulose-Charakter auf. Die Exine wird andererseits mit grossen Poren versehen, um den

Austritt der Intine bei der Pollenschlauchbildung zu ermöglichen.[1])

Einen den Malvaceen sehr ähnlichen Bau haben die Pollenhäute der Nyctagineen und mancher Convolvulaceen. Auf ihre Schilderung hier einzugehen, würde wesentlich neue Gesichtspunkte nicht fördern; kurz sei nur der fertige Zustand bei Quamoclit (Ipomoea) coccinea Moench berührt. Das Pollenkorn ist dort ganz nach dem Typus der Malven gebaut. Zahlreiche Austrittsporen durchsetzen die dicke Innenschicht der Exine und werden nach aussen zu durch ein zartes Häutchen geschlossen. Das in die Austrittsporen papillenartig vorgewölbte Cytoplasma des Pollenkorns ist von einer relativ starken Intine umhüllt. Die Austrittsstellen münden nach aussen in der Mitte je eines polygonalen Feldes. Vorwiegend sind diese Felder viereckig und an den Ecken mit je einem, seltener zwei Stacheln ausgestattet. Die Aussenschicht der Exine ist ganz wie bei Althaea in Stäbchen differenzirt, welche wie dort von einer zarten, fortlaufenden Hülle nach aussen gedeckt werden. Das lässt die Exine bei Aufsicht auch hier feinpunktirt erscheinen. Die Stacheln, so stark wie bei Althaea, sind im unteren Theile etwas bauchförmig angeschwollen; sie sitzen flachen Hügeln der in Stäbchen differenzirten Aussenschicht auf. Von diesen Hügeln, die etwas dickere Stäbchen führen, laufen kammartige Leisten aus, welche mehr oder weniger scharf die Felder auf der Exine von einander scheiden. In concentrirter Schwefelsäure wird die Exine purpurroth, besonders die Innenschicht derselben, doch selbst auch die

1) Im Uebrigen verweise ich wegen Abbildungen und weiterer Einzelheiten der Beschreibung auf mein Zellhautbuch p. 86 ff. und Taf. V; wegen der Vorgänge bei der Pollenschlauchbildung auf meine neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884. p. 43.

Stacheln. — Von Interesse ist es wohl, zu constatiren, wie verschieden der Bau der Pollenhaut in einer und derselben Pflanzenfamilie bei relativ nahe verwandten Gattungen sein kann. *Convolvulus tricolor* sowohl, als auch *C. arvensis*, die ich untersuchte, haben nur drei Austrittsstellen in der Exine aufzuweisen und diese zeigt eine sehr dünne, homogene Aussenschicht, eine ebensolche, doch stärkere Innenschicht, und eine wesentlich höhere, aus feinen Stäbchen aufgebaute Mittelschicht.

Die Deutung, die ich seinerzeit den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen an der Pollenhaut der Geraniaceen gab,[1]) muss ebenfalls eine entsprechende Umgestaltung erfahren, die sich theilweise schon von selbst aus den hier mitgetheilten Thatsachen ergiebt. Bei Geranium cristatum und G. sanguineum, die ich jetzt wieder untersuchte, ebenso auch bei G. striatum und G. pratense, besteht die fertige Exine aus einer dünnen Haut, der die zu einem Netzwerk angeordneten Stäbchen aufgesetzt sind. Diese Stäbchen zeigen die vielfache Höhe der dünnen Haut der sie entspringen; sie sitzen ihr mit schmalem Grunde an, erweitern sich keulenförmig, verengen im oberen Theile und schwellen schliesslich wieder zu einem Köpfchen an. Dadurch bekommen sie in ihrem oberen Theile die Gestalt von Spielkegeln. Der verengten Stelle unter dem Köpfchen entsprechend, markirt sich in dieser Stäbchenschicht eine Lichtlinie. Die ganze Exine ist cutinisirt und giebt ausgeprägt die Salpetersäure-Ammoniak und die Millon'sche Reaction. Im Aequator des Korns liegen drei papillenartig vorgestülpte Austrittsstellen. Der innere Hauttheil der Exine setzt sich auf dieselben als zarte, nur schwach cutinisirte Membran, ohne Stäbchenaufsatz, fort. Unter dieser zarten Aussenhaut führen die

---

1) l. c. p. 93 ff.

Papillen eine gallertartige Substanz, in welcher Stärkekörner zusammengehäuft liegen. Eine zarte Intine ist im ganzen Umkreis der Kornes entwickelt; an den Austrittsstellen ist sie dicker, sammt dem Cytoplasma des Pollenkorns in die Papillen vorgewölbt, so dass sie zwischen sich und die Exine die stärkeführende Gallertmasse meniskenförmig einzwängt.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Ausbildung der Stäbchenschicht an der jungen, glatten, polleneigenen Haut noch innerhalb der Specialmutterzellen beginnt. An den drei Austrittsstellen unterbleibt die Stäbchenbildung; diese Austrittsstellen sind auch hier an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenfläche des Pollenkorns vertheilt, und entsprechen den drei Kanten desselben. Die Stäbchen wachsen aus der Pollenhaut hervor und reagiren von Anfang an wie cutinisirte Substanzen.[1]) Sie nehmen rasch an Grösse zu, nachdem die Pollenkörner durch Auflösung der Specialmutterzellen frei geworden. Die glatten elliptischen Austrittsstellen bilden jetzt am Pollenkorn Vertiefungen, deren Mitte sich etwas papillenartig verwölbt.[2]) Die Tapetenzellen geben ihre Selbständigkeit auf und wandern zwischen die jungen Pollenkörner ein; diese Einwanderung erfolgt aber erst, nach dem sich die eben geschilderten Differenzirungsvorgänge an der Pollenhaut vollzogen haben. Nachdem der Inhalt des Pollenkorns zugenommen und die Theilung in einen vegetativen und einen generativen Zellkern im Innern erfolgte, werden die Austrittsstellen durch das Cytoplasma vorgewölbt, dann mit gallertartiger Verdickungsmasse angefüllt. Letzterer Vorgang, der an die Bildung der „Zwischenkörper“ bei Onagrarieen anschliesst, drängt das Cytoplasma wieder in das Innere des Korns zurück. In der Substanz der Gallertmassen, die auch hier als Zwischen-

1) Ich gab früher fälschlich l. c. p. 93 an, die Stäbchenschicht werde zunächst, später erst die Innenschicht gebildet.

2) l. c. Taf VI, Fig. 29, 30.

körper bezeichnet werden mögen, dringen nun Körnchen ein und zeigen dort radial ausstrahlende Anordnung.[1]) Ich glaubte früher annehmen zu können, dass die Körnchen aus der Gallerte entstehen, überzeugte mich aber jetzt, dass sie in dieselbe aus dem Cytoplasma einwandern. Man kann deutlich die radialen Reihen erkennen, die bis auf das Cytoplasma führen (Taf. IV. Fig. 73), und die den Strahlen eines Springbrunnens entprechende Anordnung ist eine Folge dieses Einwanderns. Ein ähnliches Eindringen körniger Gebilde in die Verdickungsmassen der „Zwischenkörper“ hatten wir auch bei Onagrarieen constatirt. Die Körnchen reagiren zum grössten Theil auf Proteïn, zum kleinsten Theil auf Stärke, sie sind durch feine Plasmastränge innerhalb der einzelnen Reihen verbunden. Dann füllt sich das Pollenkorn ganz mit Plasma an und nachdem dies geschehen, wird um den gesammten Inhalt die zunächst sehr quellbare Intine gebildet. Sie erscheint dicker unter den Austrittspapillen nnd wölbt sich bald in dieselben vor, die Körner nach dem Scheitel zu verdrängend. Von diesen bleiben die Stärkekörner allein zurück, wobei sie noch an Grösse zunehmen. Sie wachsen innerhalb der Papillen jedenfalls auf Kosten der Proteïnkörner, unter welchen Stärkebildner vertreten sein müssen.

Die Innenhaut der Exine sammt ihren Austrittsstellen, so auch die Intine, erscheinen bei Geranium pratense, vornehmlich auch bei G. pyrenaicum, unter Citronenöl schon himmelblau gefärbt. Diese Färbung rührt von dem diese Membrantheile durchtränkenden Oel her. Lässt man zu trockenen Pollenkörnern Carbolsäure fliessen, so wird dieses Oel aus der Membran verdrängt und tritt in Tropfen aus derselben vor. Gleichzeitig entfärbt sich die Membran, nach einiger Zeit auch die hervorgequollenen Oeltropfen.

---

1) l. c. p. 84

So haben wir denn bei den Geranium-Arten: Neubildung einer polleneigenen Haut, der Exine; Einwanderuug lebendiger Substanz in dieselbe, die, ohne sie wesentlich zu verdicken, ihr eine kräftige Stäbchenlage aufsetzt. Neubildung innerhalb der sich papillenartig verwölbenden Austrittsstellen der Exine einer gallertartigen Substanz, in welche Plasmastränge mit Stärkebildnern weiterhin eindringen. Neubildung einer Intine. Ueber die Bildungsart der innerhalb der Austrittspapillen entstehenden Zwischenkörper geben die Beobachtungen keinen vollen Aufschluss, sie dürften aber, wie bei Onagrarieen, aus der Umwandlung äusserer Plasmalagen hervorgehen. Die Bedeutung derselben scheint darin zu liegen, in der erzeugten Stärke einen Reservestoff für die erste Anlage des Pollenschlauches bereit zu halten. Das Einwandern von Cytoplasma in die Zwischenkörper lässt sich hier in besonders auffälliger Weise verfolgen.

Die reifen Pollenkörner von Cephalaria tatarica besitzen eine relativ dicke Exine mit drei äquatorial vertheilten Austrittsstellen, an welchen diese Exine sehr dünn wird. Ausgenommen an den Austrittsstellen, zeigt die Exine eine continuirliche Aussenschicht von geringer Dicke, und eine wesentlich dickere, stärker das Licht brechende Innenschicht. Zwischen beiden befindet sich eine wesentlich höhere, aus dicht gedrängten Stäbchen aufgebaute Mittelschicht. Der Aussenschicht sitzen ausserdem kurze Stacheln auf. An den Austrittsstellen zeigen sich alle diese Schichten der Exine zu einer homogenen Haut von, wie schon erwähnt, nur geringer Dicke vereinigt. Diese letztere entspricht in ihrem optischen Verhalten der Aussenschicht der angrenzenden Theile. Von aussen ist der Membran der Austrittsstellen je ein Büschel auseinanderstrebender, uach aussen gekrümmter, unregelmässig gestalteter Stacheln von bedeutender Länge aufgesetzt. Die Austrittsstellen sind eingesenkt und da die Aussenschicht der

angrenzenden Theile der Exine scharf nach denselben zu einbiegt, so erscheint jede Austrittsstelle in der Aufsicht von einem homogenen Ringe umfasst. Der gesammte Inhalt des Pollenkorns ist ausserdem von einer zarten Intine umgeben, die wesentlich stärker unter den Austrittstellen erscheint. In letztere hinein wölbt sich das Cytoplasma etwas papillenartig vor. Werden die reifen Pollenkörner in Chloralhydratlösung gelegt, so erfolgt ein Quellen des Inhalts, der einzelne Austrittsstellen sprengt, um nach aussen zu gelangen. Es kommt auch nicht selten vor, dass dieser Inhalt von einer Membran umgeben hervortritt und einen Schlauch bildet, der den Durchmesser des ganzen Korns erreichen kann. Alsdann hat eine gleichmässige Dehnung der Intine an der Austrittsstelle stattgefunden und diese Dehnung einen Schlauch ergeben, der *einem Pollenschlauch ähnelt. Ich sah öfters drei solcher* Schläuche gleichzeitig an den drei Austrittsstellen hervortreten, einen dieser Schläuche schliesslich an seinem Scheitel platzen und seinen Inhalt entleeren, die anderen zwei Schläuche dann aber unverändert zurückbleiben. — Die Exine des reifen Pollenkornes giebt mit Salpetersäure - Ammoniak und mit Millon's Reagens ausgeprägte Gelb-, respective Rothfärbung. In concentrirter Schwefelsäure wird die Exine, und zwar besonders deren Innenschicht, braun; in Chlorzinkjodlösung wird die Exine gelbbraun; so auch die im Büschel an der Austrittsstelle inserirten Stacheln.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Exine innerhalb der Specialmutterzelle als zarte polleneigene Haut angelegt wird, an welcher die drei äquatorial vertheilten Austrittsstellen sofort sich durch höhere Quellbarkeit markiren. Noch vor Auflösung der Specialmutterzellwände wird eine Sonderung der Exine in eine äusserst zarte Aussen- und Innenschicht und die stäbchenförmige Mittelschicht bemerkbar. Die Stäbchen der Mittelschicht treten vereinzelt, in weit grösseren Ab-

ständen als später auf; durch ihr Auftreten erhält die Exine in der Aufsicht ein punktirtes Aussehen. Sobald die Differenzirung der Schichten der Exine begonnen hat, fängt dieselbe auch an, *die Reactionen cutinisirter Membranen zu geben* und die Bräunung in Schwefelsäure zu zeigen. An den quellbaren Austrittsstellen unterbleibt eine Differenzirung der Exine. Sind die jungen Pollenkörner aus den Specialmutterzellen befreit worden, so beginnt die Exine bedeutend in *die Fläche und in die Dicke zu wachsen, was nur durch* Einwanderung von Substanz in dieselbe geschehen kann. So nehmen Aussenschicht und Innenschicht bedeutend an Stärke zu, während die Stäbchen der Mittelschicht höher und zahlreicher werden. Die Intensität der Salpetersäure-Ammoniak- *und der Millon'schen Reaction, sowie der Bräunung* in Schwefelsäure wächst mit fortschreitender Entwicklung. Die Pollenkörner haben noch nicht die Hälfte ihres definitiven Durchmessers erreicht, wenn die kurzen Stacheln an ihrer Oberfläche hervorzutreten beginnen. Es fällt das mit *der Zeit zusammen, in welcher die Tapetenzellen ihre Selb*ständigkeit aufgeben und als Plasmodium zwischen die Pollenkörner einwandern, hat aber mit der Thätigkeit dieses Plasmodiums thatsächlich nichts zu thun. Zugleich mit den kurzen Stacheln der übrigen Exine beginnen auch die weit längeren, *flexilen, sich aus der Membran der Austrittsstellen zu erheben.* Es ist klar, dass es eine die Membran durchwandernde Substanz ist, welche diese Gebilde erzeugt; an den Austrittsstellen ist dies fast direct zu verfolgen. Nachdem alle Theile angelegt sind und das Pollenkorn eigentlich schon den Habitus *des fertigen Zustandes besitzt, erfolgt noch ein Wachsthum,* das zur Verdoppelung des ganzen Durchmessers führt, was eben auch nur mit Hülfe der so vielfach schon erwiesenen Stoffeinwanderung in die Zellhaut möglich ist. Noch vor der vollen Reife bildet das Korn alsdann seine Intine aus.

Bei Cephalaria tritt somit, wie in andern Fällen, die Exine als zarte, polleneigene Haut durch Neubildung auf und wird weiter, die Austrittsstellen ausgenommen, durch Einwanderung lebendiger Substanz in ihrem Innern ausgestaltet. Da die innere Differenzirung sehr früh hier vollzogen wird, und ein anhaltendes Flächen- und Dickenwachsthum auf dieselbe noch folgt, so ist der Fall besonders instructiv; sehr instructiv auch der Umstand, dass die Zahl der Stäbchen der *Mittelschicht während dieses Wachsthums zunimmt.* Das Vortreten der Stacheln an der Exine wird hier ebenfalls durch ihr spätes Auftreten sehr belehrend und der Fall in jeder Weise geeignet, die Ergebnisse der vorausgehenden Untersuchungen zu bekräftigen. Die Intine tritt zuletzt als Neubildung an dem fast fertigen Korne auf.

Mit der eben geschilderten Entwicklungsgeschichte stimmt diejenige von Scabiosa caucasica überein, so dass meine älteren Angaben[1]) an den entsprechenden Punkten zu berichtigen sind. Die Pollenkörner von Scabiosa caucasica sind dreieckiger als diejenigen von Cephalaria tatarica. Im Wesentlichen unterscheidet sich die Exine der ersteren von derjenigen der letzteren nur dadurch, dass sie viel feinere, fast nadelförmige und demgemäss zahlreichere Stäbchen in der Mittelschicht führt. Im Uebrigen sind meine älteren Bilder[2]) zu vergleichen und können dieselben auch zur Illustration der Schilderung von Cephalaria dienen.

Schon in meiner früheren Publication[3]) hatte ich daranf hingewiesen, wie instructiv die erste Anlage der Haut am Pollen von Cucurbita sei. Es hebt sich in der That, das

1) l. c. p. 100.

2) Taf. VII, Fig. 66—71.

3) l. c. p. 102. Die Figuren für Cucurbita sind dort Taf. VII, Fig. 72—84 zu vergleichen. In den Figuren 79—81 müsste der Deckel bereits, ähnlich wie in Fig. 82, seitlich abgegrenzt sein.

haben auch meine jetzt wiederholten Untersuchungen an Cucurbita Pepo ergeben, bei Contraction des Polleninhalts die junge Haut von dem Cytoplasma ab, da sie noch deutlich aus unterscheidbaren Dermatosomen gebildet wird. Sie besitzt alsdann *durchaus den Bau einer Zellplatte, erscheint* wie jene aus einer einfachen Schicht dicht an einander gereihter Stäbchen aufgebaut. Ich gebe hier nochmals das Bild einer solchen werdenden Haut bei stärkerer Vergrösserung, als es früher geschehen, wieder (Taf. IV, Fig. 74). *Auf dem nächst älteren Stadium ist die Körnelung* verschwunden und die Haut homogen, glashell, durchsichtig. Noch innerhalb der Specialmutterzellwände beginnen sich von der Oberfläche dieser Haut, der Exine, kleine Stacheln zu erheben. Solche Entwicklungszustände mit Chlorzinkjodlösung behandelt, *geben ausserordentlich instructive Bilder. Es dehnt* sich nämlich die junge Exine unter dem Einfluss des Reagens zu einer Blase aus, die sich auch von dem Inhalte abhebt. Sie wird von der Chlorzinkjodlösung nicht gefärbt, ebenso wenig als es gelingen wollte, sie zuvor schon, noch vor Beginn der Stachelbildung, *zu tingiren. Die Stachelanlagen* werden hingegen braun und sitzen als braune Höcker der farblosen, dünnen Haut auf. Es ist klar, dass es nicht dieselbe Substanz, aus welcher die dünne Haut besteht, sein kann, welche diese Stacheln bildet, sie gehen eben aus Substanzmassen hervor, welche in die Zellhaut *einwandern*, um auf deren Aussenseite die Stacheln zu gestalten. Noch innerhalb der Specialmutterzellen sind die runden, stark quellbaren Austrittsstellen an der Pollenhaut kenntlich. Nach der Befreiung der jungen Pollenkörner nimmt die Exine rasch an Dicke, die ihr aufsitzenden Stacheln an Höhe zu. Zunächst erscheinen die Stacheln im Innern schwach lichtbrechend, fast wie hohl, werden allmählich aber dichter und stärker lichtbrechend. Während der Dickenzunahme

der Exine markiren sich auch schärfer die Austrittsstellen an derselben. Sie sind, meist sieben bis acht an der Zahl, über die ganze Oberfläche des Kornes gleichmässig vertheilt, somit nicht auf den Aequator beschränkt. Die Austrittsstellen sind kreisförmig umschrieben, sie nehmen in Chlorzinkjodlösung einen nur schwach gelblichen Ton an, während die übrige Exine sich gelb, auf späteren Zuständen gelbbraun färbt. Auch kann man in Chlorzinkjodlösung, in concentrirter Schwefelsäure, ja selbst in Wasser, eine deutlich radiale Streifung in der Substauz der Austrittsstellen erkennen. Die Substanz der Austrittsstelle ist scharf gegen diejenige der übrigen Exine abgesetzt, und zwar erscheint sie, weil sie nach dem Innern des Pollenkorns zu an Durchmesser etwas zunimmt, der übrigen Pollenhaut wie eingekeilt. Auch die Austrittsstellen tragen Stacheln, oft mehrere, meist aber nur einen in der Mitte. Erst auf relativ späten Entwicklungszuständen, nachdem die Stacheln im Wesentlichen fertiggestellt worden sind, beginnt sich zwischen denselben aus der Oberfläche der Exine eine Stäbchenschicht zu erheben. Diese Stäbchenschicht erlangt nur unbedeutende Höhe und wird von dünnen und kurzen, gleich hohen, feinen, dicht gedrängten Fortsätzen gebildet. Diese Stäbchen endigen frei, sind seitlich von einander getrennt und verleihen der Oberfläche der Exine ein feinpunktirtes Aussehen. — Die Tapetenzellen wandern zwischen die Pollenkörner ein, nachdem die Stacheln etwa die halbe Ausbildung erlangt haben. Die jungen Stacheln zeigen sich hier wie bei Malva noch vor dem Einwandern der Tapetenzellen von kleinen Körnchen bedeckt, die aus der Substanz der aufgelösten Specialmutterzellwände hervorzugehen scheinen. Nach dem Einwandern der Tapetenzellen füllen sich die jungen Körner mit Inhalt allmählich an und bilden alsbald auch eine zarte Intine, die nur unter den Austrittsstellen stärker verdickt wird. Hierauf

folgt eine bedeutende Grössenzunahme des Korns nnd während dieser die Ablösung der Austrittsstellen von den umgebenden, wie schon erwähnt, scharf abgesetzten Hauttheilen. Die Austrittsstellen werden auf diese Weise zu den für Cucurbita charakteristischen Deckeln.

Die Exine giebt, von dem Augenblicke beginnender Verdickung an, deutlich die Salpetersäure-Ammoniak- und die Millon'sche Reaction. In concentrirter Schwefelsäure wird sie, die Stacheln ausgenommen, bräunlich, später braun, am reifen Korn rothbraun, während der entleerte Inhalt sich intensiv carminroth färbt. Aus der Haut treten bei Beginn der Einwirkung blassgrüne Oeltropfen hervor.

Bei ihrer Anlage in den Specialmutterzellen messen die Pollenkörner nur etwa 0,042 mm im Durchmesser. Auf dem Stadium, in welchem die Exine in allen Theilen die volle Differenzirung bereits erlangt hat, und die Intine angelegt wird, besitzen die Pollenkörner einen Durchmesser von ca. 0,075 mm. Von da an wachsen sie noch, um die Grösse des Reifezustandes zu erlangen, bis auf einen Durchmesser 0,17 mm an. Dieser enorme Flächenzuwachs der bereits differenzirten Haut, der auch noch mit einer Dickenzunahme derselben verbunden ist, kann auch hier nur mit Hilfe bedeutender Substanzzufuhr sich vollziehen. Diese Zufuhr zur Exine wird auch durch das Auftreten der zarten Intine nicht gehindert.

Das oft abgebildete und beschriebene[1]) Pollenkorn von Cobaea scandens besitzt eine zierliche, in sechseckige Felder getheilte Haut. Die Felder werden umgrenzt vor Leisten, die aus Stäbchen bestehen, welche am oberen Rande mit einander verschmolzen sind. Eine mittlere Einstellung der Leisten lässt die Stäbchen in denselben perlartig an

1) Vgl. Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 122, dort die ältere Litteratur.

einander gereiht erscheinen (Taf. III, Fig. 37). Mit dem unteren Ende sind die Stäbchen einer ziemlich dicken Membranschicht inserirt. Jedes dritte Feld hat eine runde Austrittsstelle (Fig. 37 oben) aufzuweisen. Den Feldern haften nach aussen kleine Körnchen an und geben denselben ein unregelmässig punktirtes Aussehen (Fig. 37). Wie feine Querschnitte (Taf. III, Fig. 36) lehren, ragt das Cytoplasma des Korns papillenartig in die Austrittsstellen vor. Die Austrittsstellen sind durch eine nur sehr dünne, feinkörnig erscheinende Exine geschlossen; die vorspringende Papille wird aber von einer starken Intine umkleidet. Das Studium der Querschnitte führte mich zu der Ueberzeugung, dass hier, ähnlich wie etwa bei Oenothera, die Intine nicht das ganze Korn umgiebt, vielmehr nur nnter den Austrittsstellen ausgebildet wird. Sie keilt sich an ihren Rändern aus und setzt mit denselben an die Exine an (Fig. 36). Daher kommt es denn auch, dass es beim Zerdrücken in Alcohol gehärteter Pollenkörner nicht gelingt, den Inhalt sammt Intine zu befreien. Immer nur erblickt man nackte Papillen, während die Intinescheiben an der Pollenhaut haften bleiben. Dieses Verhalten veranlasste mich früher, überhaupt das Vorhandensein einer Intine für Cobaea-Pollen in Abrede zu stellen und dieselbe mit zur Exine zu rechnen.[1]) Das Bild (Fig. 36) klärt uns über den wahren Sachverhalt auf.

In concentrirter Schwefelsäure färbt sich der membranartige Theil der Exine intensiv bräunlich-gelb, während die Leisten weit heller bleiben. Aehnlich ist es nur der membranartige Theil der Exine, an dem man deutlich Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und Rothfärbung mit Millon's Reagens erhält, während die Leisten sich nicht färben. Mit

---

1) Ich gab l. c. p. 108 an: die Membran der Austrittsstellen setzt sich an ihrem Rande in die inneren Theile der Exine fort.

Chlorzinkjodlösung erfolgt eine rothbraune Färbung der ganzen Exine, doch vornehmlich wieder des membranartigen Theils; die Intine verquillt, ohne sich violett färben zu lassen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt,[1]) dass das Pollenkorn sich innerhalb der Specialmutterzelle mit einer äusserst zarten, zunächst glatten, eigenen Haut umgiebt. Ist diese angelegt, so nimmt der Inhalt des Pollenkorns ein araeolirtes Aussehen an, indem die Körnchen in der Peripherie desselben sich zu einem polygonen Netzwerk anordnen (Taf. III. Fig. 31). Die Maschen dieses Netzwerks werden von je einer Vacuole eingenommen. Es ist das dieselbe Anordnung, wie sie Leitgeb etwa in den Sporenmutterzellen und Sporen von Corsinia marchantioides beschrieben und abgebildet hat.[2]) Die Oberfläche des Korns erhält den Maschen des Netzes entsprechende Einsenkungen, und diesen folgt auch die junge Haut. Sofort beginnen an letzterer an den vorspringenden Kanten, welche somit über dem Körnerstreifen *liegen*, sich *Leisten* zu erheben (Fig. 32). Die Leisten nehmen rasch an Höhe zu, während die Hauttheile zwischen denselben sich glätten (Fig. 33a). Die sich erhebenden Leisten sind zunächst solid, das heisst es wird zunächst ihr oberer, zusammenhängender Rand gebildet. Derselbe hat aber nur geringe Höhe erreicht, wenn sich unter demselben die einzelnen Stäbcheu zu markiren beginnen (Fig. 33a). Die Leisten werden somit gewissermaassen aus der Innenschicht der Exine herausgeschoben. Das Material zu ihrer Anlage kann nur aus dem Innern des Pollenkorns stammen, die umgebenden körnigen Stoffe dürften hingegen nur zur Ernährung der im Innern des Pollenkorns befindlichen, respective in die Pollenhaut eingewanderten lebendigen Substanz dienen. Diese umgebenden

1) l. c. p. 106. Dort auch die Litteratur.

2) Ueber Bau und Entwickl ung der Sporenhäute. p. 28.

körnigen Stoffe sind zum Theil das Product der desorganisirten Specialmutterzellen, vor Allem aber aus den Tapetenzellen eingewandertes Cytoplasma. Zwar geben hier die Tapetenzellen erst relativ spät ihre ganze Selbständigkeit auf, doch kann man constatiren, dass frühzeitig schon aus denselben Cytoplasma zwichen die jungen Pollenkörner eindringt. So erscheint denn schon auf dem Stadium der Fig. 33, Taf. III, das junge Korn von körnigen Stoffen dicht umlagert. Unter diesen Stoffen sind auch winzige Stärkekörnchen vertreten, welche den Leisten besonders fest anhaften. In Fig. 34 habe ich einen Theil der Pollenoberfläche, nebst den angrenzenden körnigen Stoffen, dargestellt. Mit dem Augenblick, wo die Bildung der Stäbchen in den Leisten begonnen hat, zeigen letztere, bei entsprechender Einstellung, eine perlschnurförmige Structur (Fig. 33b). Ist aber erst dieser Zustand erreicht, so bedarf es nur einer weiteren Ausbildung desselben, um zu dem fertigen Bau zu gelangen. Die Fig. 35 führt uns ein mittleres Stadium auf diesem Wege vor. Die Leisten erreichen schon an relativ sehr kleinen Pollenkörnern eine nicht unbedeutende Höhe. Bei seiner Anlage zeigt das Pollenkorn einen Durchmesser von ca. 0,033 mm; an Pollenkörnern von etwa 0,06 mm Durchmesser sind die Leisten fast 0,008 mm hoch. Im fertigen Zustande haben sie nur etwa die anderthalbfache Höhe aufzuweisen; dabei wächst das Pollenkorn zu dem bedeutenden Durchmesser von 0,12 mm an. Bei dieser bedeutenden Grössenzunahme des Pollenkorns müssen die Stäbchen der Leisten, der sie verbindende Aussenrand, sowie die zusammenhängende Innenschicht, entsprechend ernährt werden, um der Flächenausdehnung des Pollenkorns zu folgen und die definitive Stärke in den einzelnen Theilen zu erlangen. Kurz vor der Reife werden unter den Austrittsstellen die Intine-Scheiben angelegt und bald wölbt sich das

Cytoplasma, von der Intine umgeben, in die Austrittsstellen vor, die Exine derselben ausdehnend.

Wille giebt bereits an,[1]) dass bei den Ericineen, deren Pollenkörner in Tetraden zusammenhängen, die Exine als polleneigene Haut gebildet wird. Er lässt sie auf der später freien Aussenfläche der Pollenkörner getrennt, an den Scheidewänden hingegen in Contact mit den Specialmutterzellwänden entstehen. Die Möglichkeit eines Verwachsens der jüngeren Membran mit den älteren Scheidewänden lässt sich nach Wille etwa so denken, „dass die Micellen der neuen Membran den Micellen der alten Membran so nahe kommen, dass die Attractionskraft zwischen ihnen sich geltend machen kann, so dass die Micellen in den beiden Membranen in dasselbe Verhältniss zu einander treten, als wenn sie zur selben Membranbildung gehörten, und dass nun auch Micellen zwischen ihnen abgelagert werden.“[2])

Ich habe frisches wie auch Alcohol-Material von Erica Tetralix untersucht und zunächst constatirt, dass die Scheidewände der Tetrade äusserst dünn bleiben (Taf. IV, Fig. 70). Alsdann erfolgt die Bildung der polleneigenen Haut, der Exine, um das ganze Pollenkorn und zwar an dessen Rückenflächen sowohl wie an dessen Bauchflächen in Contact mit den Specialmutterzellwänden. An der Rückenfläche ist es aber leicht, bei Anwendung wasserentziehender Mittel die junge Exine von der Specialmutterzellwand zu trennen, während die Haut an den Scheidewänden festhaftet. Letzteres mag damit zusammenhängen, dass die Bildung der polleneigenen Häute sehr rasch auf die Anlage dieser Scheidewände folgt. Dieselben mögen zu den jungen Scheidewänden in ein ähnliches Verhältniss treten, wie in anderen Fällen eine neu gebildete Membranlamelle zu der Zellhaut, die sie zu verdicken

1) l. c. p. 35 ff.

2) l. c. p. 38.

hat. Die Exine nimmt nun im ganzen Umfang der einzelnen Pollenkörner an Dicke zu und beginnt zugleich die Reactionen cutinisirter Membranen zu geben. Währenddem wird die Aussenwand der Tetrade, die Mutterzellwand, gelöst (Fig. 71), hingegen nicht die zwischen den Pollenwänden befindlichen Scheidewände, welche vielmehr wie diese selbst, cutinisiren. Auf Grund unserer sonstigen Erfahrungen können wir annehmen, dass auch hier lebendige Substanz es ist, die in Exine und Scheidewände eindringt, um dieselben so zu verändern. Die Scheidewände nehmen hierbei nur unwesentlich an Dicke zu. Von der Cutinisirung werden an der Exine einzelne Streifen der Rückenfläche ausgeschlossen, welche unter rechtem Winkel auf die Scheidewände stossen und sich nach denselben zu erweitern. Diese Streifen treffen in den benachbarten Pollenzellen gradlinig auf einander (Taf. IV, Fig. 72) und stellen so einheitliche Gebilde vor, die in Sechszahl gleichmässig an der Tetrade vertheilt sind. Die Cutinisirung der seitenständigen Pollenwände und der Scheidewände unterbleibt bis zur geringen Tiefe an den Stellen wo dieselben von den Streifen geschnitten werden. Um die Austrittsstellen herum zeigt sich die Exine etwas verdickt. Die Intine, welche diese Pollenkörner kurz vor der Reife erhalten, zeigt sich unter den Austrittsstellen verdickt. Bei Anwendung concentrirter Schwefelsäure nehmen die cutinisirten Theile der Exine reifer Tetraden bräunlich rothe Färbung an. Es ist bei dieser Einwirkung leicht die cutinisirte Haut um die einzelnen Körner zu verfolgen und zu constatiren, dass diese Häute an den Bauchflächen sehr dicht zusammenschliessen, die Scheidewände nur sehr dünne Trennungslinien zwischen denselben bilden. Es gelingt weder durch Druck, noch auf anderem Wege die einzelnen Pollenkörner von einander zu trennen, und zwar ebensowenig auf jüngeren Entwicklungsstadien wie auch im fertigen Zustande. Die Fähigkeit der braunrothen

Färbung in concentrirter Schwefelsäure erlangen die Pollenhäute allmählich, während ihrer Entwicklung.

Bei Epipactis palustris soll nach Wille[1]) die Entwicklung der Tetraden in derselben Weise wie bei den Ericineen ablaufen. Das ist in der That der Fall. Die Scheidewände, die bei der Theilung der Pollenmutterzellen gebildet werden, sind auch hier sehr dünn, doch, zum Unterschied von Erica, an der Ansatzstelle verdickt. Die polleneigenen Wände werden im ganzen Umfang der jungen Pollenzellen angelegt und haften auch hier fest den Scheidewänden an. In Folge dessen, dass die Randverdickungen der Scheidewände, zugleich mit der Aussenwandung der Tetrade gelöst werden, klaffen die Pollenkörner von Anfang an nach aussen etwas auseinander. Die Rückenfläche der Körner erhält ein vorspringendes Netzwerk, dessen Ausbildung noch innerhalb der Specialmutterzellwand beginnt. Auch hier entsteht dieses Netzwerk durch Ausbildung vorspringender, unter einander entsprechend verbundener, am Aussenrande etwas angeschwollener Leisten. Die Leisten sitzen einer homogenen, dünnen Haut auf. In der Mitte jeder Rückenfläche unterbleibt aber die Ausbildung der Leisten, dort befindet sich die Austrittstelle. Die so entwickelte Exine ist im ganzen Umkreis der Körner cutinisirt, am schwächsten an den Austrittsstellen. Eine zarte Intine ist nachzuweisen, die sich unter den Austrittsstellen etwas stärker ausgebildet zeigt. Es lässt sich deren Existenz am besten in concentrirter Schwefelsäure nachweisen, in welcher sie zunächst stark quillt. Sie wird besonders deutlich an Körnern, welche von ihr umgeben, aus der Exine hervorgetreten sind. In Schwefelsäure fällt auch die äusserst geringe Dicke der erhalten gebliebenen Scheidewände zwischen den Pollenkörnern auf, es

1) l. c. p. 39.

kommt hier gelegentlich vor, dass durch das Reagens zelne Pollenkörner aus dem Verbande der Tetrade losge werden.

Bei Orchis maculata werden, wie auch Wille ric hervorhebt,[1]) polleneigene Häute überhaupt nicht angel Die Entwicklung hört mit Ausbildung der Tetradensche wände auf. Die Oberfläche einer jeden Massula, die e gemeinschaftlichen Urmutterzelle den Ursprung verdankt zahlreiche Tetraden in sich schliesst, erscheint von ei cutinisirten, engmaschigen Netzwerk von Leisten bede Diese Urmutterzellen sind durch Auflösung der Mit schichten der sie trennenden starken Wände befreit worde worauf das Leistenwerk an ihrer Oberfläche mit Hilfe Substanzen entstand, die aus den peripherischen Zelle die Membran einwanderten. In der reifen Massula tren sich die einzelnen Tetraden, deren Elemente übrigens n durchaus tetraëdrische, sondern verschiedene Anordnung zei können, durch Auflösung der Mittellamellen leicht von ander, und die nicht cutinisirten, mit Chlorzinkjodlös schön blau zu färbenden Specialmutterzellwände wach direct in Pollenschläuche aus.

Richtig ist auch die Angabe von Wille,[3]) dass es Asclepias überhaupt nicht zur Theilung der Pollenmut zellen kommt. Bei Asclepias syriaca findet man einzige Fach jeder Antherenhälfte mit einer Reihe radial streckter, grosser, inhaltsreicher Zellen, Urmutterzellen Pollens, erfüllt. Diese Zellen theilen sich hierauf der Qu und zwar die längsten, in der Mitte des Fachs gelegenen etwa vier Zellen, die den beiden Rändern genäherten in niger Zellen, eventuell überhaupt nicht. Diese Zellen

1) l. c. p. 40.
2) Vgl. auch mein Zellhautbuch p. 113.
3) l. c. p. 41.

sprechen den Pollenmutterzellen anderer Objecte, theilen sich aber nicht mehr. Das ganze Pollinium erhält eine starke, cutinisirte Haut und auch die Mittelschichten zwischen den Pollenmutterzellen widerstehen der concentrirten Schwefelsäure. Der Inhalt einer jeden Pollenmutterzelle zeigt sich aber noch von einer nicht cutinisirten, farblosen, in ihrem Verhalten einer Intine entsprechenden Membran umgeben.

Es ist neuerdings von Wille[1]) die Behauptung aufgestellt worden, dass zahlreiche Pollenkörner der Angiospermen ihre Haut nicht als eigene Membran ausbilden, sie vielmehr aus der innersten Membranlamelle der Specialmutterzelle differenziren.[2]) Wille führt eine ganze Anzahl von Pflanzen an, welche dieses Verhalten zeigen sollen, und kommt zu dem Resultate, selbst nahe verwandte Species könnten sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Eine Pflanze wird von Wille zunächst besonders behandelt, weil sie von der gewohnten Bildung einer polleneigenen Haut zu derjenigen aus der Innenlamelle der Specialmutterzelle hinüberleiten soll: diese Pflanze ist Symphytum officinale. Wille giebt an,[2]) dass junge Pollenzellen, die durch mechanischen Druck oder durch Wasseraufnahme aus der Tetrade befreit werden, von einer dünnen, doch an zwei Stellen oft stark verdickten Membran, welche die eigentliche Pollenhaut deckt,

1) Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception. 1886. p. 30.

2) l. c. p. 28.

3) Wille hat, was ihm unbekannt geblieben, in dieser Auffassung schon Juranyi als Vorgänger gehabt, der sogar noch weiter ging und behauptete, dass alle Blüthenpflanzen ihre Pollenhaut aus der innersten Schicht der Mutterzellwand erzeugen. Bot. Ztg. 1882. Sp. 839, 840.

umgeben sind. Diese äussere Membran wird in Wasser bald abgesprengt, sie entspricht der Innenschicht der Specialmutterzellen. Wäre hier, meint Wille, die Bildung der inneren Membran ganz unterblieben und hätte sich die äussere zur Exine und Intine umgebildet, so hätten wir den zweiten Typus der Pollenhautbildung vor uns. — Ich kann die Angaben von Wille, soweit sie das Thatsächliche der Erscheinung bei Symphytum officinale betreffen, auf Grund meiner Untersuchungen, bestätigen. Die jungen Pollenkörner können in Wirklichkeit, sammt der Innenschicht der Specialmutterzelle, aus den Tetraden befreit werden. Diese Erscheinung bei Symphytum officinale hängt, wie ich feststellen konnte, damit zusammen, dass im natürlichen Verlauf der Entwicklung die Tetradenwände, ausgenommen eben jene resistentere Innenschicht, aufgelöst werden, bevor noch die Pollenkörner sich mit einer eigenen Haut umkleidet haben. Erst nachdem letzteres geschehen, werden auch diese Innenschichten der Specialmutterzellen aufgelöst. Die Innenschicht der Specialmutterzellen erscheint im optischen Durchschnitt an zwei gegenüberliegenden Stellen stärker verdickt; thatsächlich umläuft die verdickte Stelle das ganze Pollenkorn und entspricht dem Aequator desselben, d. h. der Zone, die an der Grenze von Bauch- und Rückenfläche liegt. Dieser verdickten Zone der Innenschicht der Specialmutterzelle gemäss, entwickelt das Pollenkorn seine äquatorial, zu einem Ringe, angeordneten Austrittsstellen. Die verdickte Zone der Innenschicht der Specialmutterzelle erscheint im optischen Durchschnitt, bei horizontaler Lage, schwach festonirt, und zwar correspondiren die etwas vorspringenden Stellen derselben mit den etwas einspringenden Austrittsstellen an der Pollenhaut. Das junge Pollenkorn ist an den Polen abgeflacht und sinkt dort an Alcohol-Material noch stärker ein; während seiner weiteren Entwicklung erfährt es aber gerade in Richtung der

Pole eine bedeutende Streckung, so dass das ellipsoidische Korn in dieser Richtung seine grösste Achse zeigt. — Sehr häufig wurden in dem von mir untersuchten Material von Symphytum officinale mehr als vier Pollenzellen in einer Mutterzelle gebildet.

Die Entstehung der Pollenhaut aus der Innenschicht der Specialmutterzellen illustrirt Wille im Besonderen an Ficaria ranunculoides und an einer Weigelia. Ich untersuchte Weigelia amabilis Thunb. des hiesigen botanischen Gartens, an frischem sowohl, als auch an Alcohol-Material. Die reifen Pollenkörner der Weigelia zeigen drei vorspringende Austrittsstellen und sind an der Oberfläche mit kleinen, ungleich langen Stacheln besetzt. Die drei Austrittsstellen liegen im Aequator des Pollenkorns, also wiederum innerhalb jener Zone vertheilt, welche in der Tetrade die nach aussen gelegene Rückenfläche, von der nach innen zu gelegenen Bauchfläche am Pollenkorn scheidet. Die Entwicklungsgeschichte ist am besten au Alcohol-Material zu verfolgen, wurde übrigens an frischem Material dauernd controlirt. Das Alcohol-Material kam in verdünntem, schwach mit Congoroth tingirtem Glycerin zur Beobachtung. An so hergestellten Präparaten, den entsprechenden Entwicklungszustand vorausgesetzt, kann man sich auf das Bestimmteste überzeugen, dass auch hier die Pollenhaut als eigene Haut, neu aus der Hautschicht des Pollenkorns, und nicht durch Metamorphose aus der Innenschicht der Specialmutterzellwandung hervorgeht. In der That liegt diese Haut bei ihrer Entstehung der Specialmutterzellhaut dicht an, ist aber von ihr sofort in ihrer Structur verschieden und färbt sich intensiv mit Congoroth, während die gequollenen Specialmutterzellwände sich gleichzeitig nur schwach rosa tingiren. Drückt man aus frischem Material auf Entwicklungszuständen, welche die erste Anlage der Pollenhaut enthalten, die jungen Pollen-

körner in das umgebende Wasser heraus, so zeigen sich die Specialmutterzellen mit ganz derselben Innenschicht, wie vor Anlage der Pollenhäute begrenzt. Was schlechterdings jede Möglichkeit einer Entstehung der Pollenhaut an der Innenschicht der Specialmutterzelle ausschliesst, ist endlich die an Alcohol-Material leicht klarzustellende Entwicklungsgeschichte der Austrittsstellen in dieser Haut. Die entstehende Pollenhaut ist nämlich an jenen Stellen stark quellbar und so markiren sich dieselben als linsenförmige helle Körper bereits zu einer Zeit, da die übrige Haut noch unmessbar dünn und kaum unterscheidbar ist. Auf einem etwas späteren Entwicklungszustand giebt das Bilder, die unserer Fig. 16, Taf. III entsprechen, einer Figur, die freilich kaum Aehnlichkeit mit den von Wille veröffentlichten[1]) Abbildungen zeigt. Nach Anlage der polleneigenen Haut werden die Wände der Tetrade langsam aufgelöst. Noch bevor diese Auflösung vollendet ist, beginnt die Bildung der Stacheln aus der Aussenfläche der Exine. An deren Bildung kann somit auch hier Periplasma nicht betheiligt sein. Die Austrittsstellen bleiben quellbar und reagiren von Anfang an und dauernd anders als die sofort mit den Eigenschaften einer cutinisirten Haut auftretende, übrige Pollenhaut. Um die Austrittsstellen ist die angrenzende Haut etwas stärker verdickt, die linsenförmigen Austrittsstellen gewissermaassen einfassend. Das Bild des jungen Pollenkorns, bald nach dessen Befreiung aus der Tetrade, zeigt sich dann etwa unserer Figur 17 gleich. Noch vor der vollen Reife entsteht, in dichtem Anschluss an die Exine, die Intine. Dieselbe wird unter den Austrittsstellen stärker verdickt, und dort gelingt es auch am leichtesten, sich von ihrer Blaufärbung durch Chlorzinkjodlösung zu überzeugen. Die Substanz der Austrittsstellen der Exine wird schliesslich körnig.

---

1) l. c. Taf. II, Fig. 43 und 44.

Die Exine giebt, die Austrittsstellen ausgenommen, deutliche Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak; von concentrirter Schwefelsäure wird sie gelb gefärbt. Auffallend ist die Ansammlung von Stärkekörnern unter den Austrittsstellen an dem reifen Pollenkorn.

Wille führt[1]) eine ganze Liste von Pflanzen an, welche die Entstehung der Pollenhaut aus der Innenschicht der Specialmutterzelle zeigen sollen. Ich sah mich veranlasst, eine Anzahl dieser Pflanzen nachzuuntersuchen.

Bei Veratrum album geht die Pollenhaut deutlich aus der Hautschicht der Pollenzelle hervor und ist an Alcohol-Material von der Inneuschicht der Specialmutterzelle, die wir weiterhin kurz als Grenzhäutchen bezeichnen wollen, meist abgehoben. Sie schlägt Falten und ist es daher leicht festzustellen, dass dieses Grenzhäutchen nach Anlage der Pollenhaut noch unverändert vorhanden ist.

Bei Inula Helenium könnte man im ersten Augenblick in der That glauben, dass das stark lichtbrechende, relativ dicke Grenzhäutchen der Specialmutterzellen die Pollenhaut bildet. Die junge Pollenhaut ist nämlich diesem Grenzhäutchen dicht angeschmiegt und zeigt sich das Grenzhäutchen auch wesentlich resistenter gegen Wasser, als die übrigen Theile der Specialmutterzellwand, so dass man Zustände findet, in welchen die letztgenannten Theile verquollen sind, die Grenzhäutchen aber bestehen. Dass aber dennoch auch hier die Pollenhaut als eigene Haut um das Pollenkorn gebildet wird, davon überzeugt man sich stets sicher an solchen Tetraden, in welchen die Specialmutterzelle und die junge Pollenhaut geplatzt sind und das Pollenkorn seinen Inhalt entleerte. Da hat sich, namentlich nach längerer Einwirkung des Wassers, die zarte Pollenhaut von dem als solches fort-

---

1) l. c. p. 32.

bestehenden Grenzhäutchen abgehoben und beide sind neben einander zu sehen.[1]) Die junge Pollenhaut ist von Anfang an dichter als das Grenzhäutchen und wesentlich dünner. Noch innerhalb der Specialmutterzellen beginnen sich kleine Stacheln von der zarten Pollenhaut zu erheben. Chlorzinkjodlösung färbt die sich bildenden Stacheln deutlich braun, während eine bestimmte Färbung der so jungen Pollenhaut nicht zu erreichen ist. Sobald sie an Dicke zugenommen, wird auch die Pollenhaut ausgeprägt braun tingirt.

Bei Valeriana officinalis (Wille hat Valeriana dioica untersucht) gilt es meist lange zu suchen, bis dass man den richtigen Entwicklungszustand, der jedenfalls rasch durchlaufen wird, trifft. Man zerdrückt einfach, um die entsprechenden Präparate zu erhalten, die jungen Blüthenknospen in Wassertropfen des Objectträgers. Hat man den erwünschten Entwicklungszustand erlangt, so sieht man junge, von einer ganz zarten Haut umkleidete Pollenkörner aus den platzenden Specialmutterzellen stellenweise hervortreten. Innerhalb der Tetrade ist die Pollenhaut von dem Grenzhäutchen nicht zu unterscheiden; nach Austritt des Pollenkorns beide deutlich als verschieden zu erkennen. In etwas älteren Antheren sind die Specialmutterzellen naturgemäss verquollen und die jungen Pollenkörner so frei geworden.

Bei Campanula Rapunculus sieht es bei in Wasser untersuchten frischen Objecten durchaus so aus, als wenn die Grenzhäutchen zur Pollenhaut würden. Dass dieses jedoch nicht der Fall, das lehren bereits entsprechend reife Tetraden, welche in Wasser quellend die jungen Pollenkörner entleeren und das unveränderte Grenzhäutchen zeigen. Zuvor war die zarte Pollenhaut dem Grenzhäutchen so fest angedrückt, dass eine Unterscheidung beider, selbst bei stärkster Ver-

1) Ganz ähnlich wie in der Figur 50, Taf. IV, bei Lamium.

grösserung, nicht möglich erschien. — An Alcohol-Material, das in Glycerin untersucht und mit Congoroth gefärbt wird, schwindet jeder mögliche Zweifel an der Richtigkeit der eben gegebenen Deutung.

Die von Wille untersuchte Campanula rapunculoides verhält sich nicht anders und bietet noch ein weit günstigeres Object für die Feststellung des richtigen Thatbestandes dar. Die Anlage der Pollenhaut erfolgt hier in weit grösseren Blüthenknospen, die ohne Stiel 8 bis 9 mm Länge messen. *Hat man den richtigen Reifezustand getroffen*, so quellen aus den frischen, in Wasser untersuchten Tetraden die jungen Pollenzellen, von äusserst zarter Haut umgeben, hervor (Taf. IV, Fig. 49). Die zarte Haut ist an der Oberfläche des Pollenkorns im ersten Augenblicke kaum zu unterscheiden, sie hebt sich aber alsbald von dem schrumpfenden Inhalte ab. Nicht minder deutlich erscheint das Grenzhäutchen der Specialmutterzellen, es ist sich vor und nach Anlage der Pollenhaut gleich geblieben.

Lamium purpureum besitzt ein scharf markirtes Grenzhäutchen in den Specialmutterzellen; die polleneigene Haut entsteht in unmittelbarem Contact mit demselben. Lässt man Alcohol-Material in stark verdünntem Glycerin quellen, so *platzen stellenweise die reifen Specialmutterzellen und die* Pollenkörner treten, von äusserst dünner, eigener Haut umgeben, aus denselben hervor. Die Pollenhaut hebt sich alsdann von dem Inhalte ab und ist nun leicht zu unterscheiden. — Nicht minder instructiv sind die entsprechenden Entwicklungszustände frisch im Wasser untersucht. Da platzen ebenfalls die Specialmutterzellen und entlassen die jungen Pollenkörner; oder letztere werden nicht frei, öffnen sich vielmehr innerhalb der Specialmutterzelle und entleeren ihren Inhalt wobei ihr äusserst zartes Häutchen Falten schlagend von dem Grenzhäutchen zurücktritt (Taf. IV, Fig. 50). Bei hinreichend

sorgfältiger Untersuchung kann ein Zweifel über den wahren Ursprung der polleneigenen Haut hier schlechterdings kaum aufkommen.

Cynoglossum officinale verhält sich nicht anders wie Symphytum. Das Grenzhäutchen der Specialmutterzellen bleibt zunächst erhalten und umgiebt das junge Pollenkorn. Zum Unterschied von Symphytum wird aber dieses Grenzhäutchen in Wasser nicht gesprengt und nicht abgestreift. Um den Sachverhalt hier richtig zu stellen, sind, bei der geringen Grösse der Pollenkörner, sehr starke Vergrösserungen nöthig.

Endlich begnüge ich mich zu bemerken, dass ich auch für Geum urbanum (Wille untersuchte Geum rivale) den Ursprung der polleneigenen Haut durch Neubildung sichergestellt habe.

Wille glaubt eine Stütze für die Vorstellung, die er sich von der Entstehung der Pollenhaut aus dem Grenzhäutchen der Specialmutterzelle bei bestimmten Pflanzen gebildet hat, in einer älteren Arbeit von Treub zu finden. Er citirt wörtlich die Treub'schen Angaben, die sich auf die Entwicklungsgeschichte des Pollens von Zamia muricata beziehen, doch ohne die Stelle, in welcher Treub die Resultate einschränkt, die er erlangt zu haben meint. Treub hebt nämlich selber hervor, das Ergebniss seiner Untersuchung sei zu auffällig, als dass die Möglichkeit eines Irrthums völlig ausgeschlossen wäre.[1] „Non pas que je ne croie pas avoir apporté assez de soins à ces études; mais les conclusions auxquels j'arrive diffèrent tellement de l'opinion généralement admise sur la genèse des membranes propres de grains de pollen, que j'entrevois toujours la possibilité d'une erreur de ma part. Je ne pense

1) Recherches sur les Cycadées, Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. II, p. 39. Sep.-Abdr. p. 10.

pas m'être trompé, cependant." Treub giebt an, dass nach dem, was er bei Zamia muricata gesehen, gar keine freie Bildung einer Cellulose-Hülle um die Plasmakörper der jungen Pollenzellen gegeben wäre, die Pollenhaut vielmehr ihren Urprung den inneren, sich allmählich verdickenden Schichten der Tetradenwände zu verdanken hätte.

Mir stand in Alcohol eine männliche Blüthe von Ceratozamia longifolia zur Verfügung, welche die gewünschten Entwicklungszustände in sich vereinigte. Die Untersuchung wurde zum Theil in verdünntem, mit Methylgrün versetztem Glycerin, zum Theil in mit Methylgrün versetzter 1proc. Essigsäure, zu der ich eventuell noch ein wenig Schwefelsäure hinzufügte, ausgeführt. Nach möglichst eingehender Untersuchung bin ich auch hier zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Pollenhäute um die jungen Pollenzellen angelegt werden und mit dem Grenzhäutchen der Specialmutterzellen nichts zu thun haben. Eigentlich folgt ein solches Resultat auch schon aus den Treub'schen Untersuchungen, insofern er angiebt, dass die Pollenhaut sich bei der Quellung von der Specialmutterzellwand abhebt. Er schreibt diese Trennung freilich den Folgen der Quellung zu, während sie thatsächlich schon in der Anlage begründet ist. — Die Tetraden von Ceratozamia longifolia sind ebenso wie diejenigen von Zamia muricata gebaut. Sie zeigen denselben vorspringenden, der ersten Theilungsebene der Sporenmutterzelle entsprechenden Wulst an ihrer Oberfläche und sind senkrecht zu der Richtung dieser ersten Theilungsebene gestreckt (Taf. IV, Fig. 51). Alle vier Pollenzellen liegen entweder in derselben oder in zwei sich rechtwinkelig schneidenden (Fig. 51), oder in zwei mehr oder weniger zu einander geneigten Ebenen. So lange die Bildung der polleneigenen Haut nicht begonnen hatte, waren an meinem Alcohol-Material die Tetraden nicht gefaltet; hingegen zeigte sich nach Beginn der Pollenhaut-Bildung

jede Specialmutterzelle von aussen her eingesunken. Den Angaben von Treub entsprechend fand ich die Tetraden von einer wesentlich resistenteren, dünnen Aussenschicht umgeben. Diese Aussenschicht bleibt zunächst als dünne Hülle erhalten, während man die Tetraden in verdünnter Schwefelsäure verquellen lässt. Bei einer solchen Operation verquellen auch vollständig die nur wenig markirten Grenzhäutchen, ohne sich viel widerstandsfähiger als die sehr quellbaren, wenig dichten Mittelschichten der Specialmutterzellen zu zeigen. Da mir alle Mittelstufen zur Verfügung standen, so konnte ich die von Anfang an selbständige Bildung der polleneigenen Häute mit voller Sicherheit verfolgen. Der Beobachter kann hier in der That leicht irre geführt werden durch den Umstand, dass die Pollenhaut dicht dem Grenzhäutchen der Specialmutterzelle anliegt, und dass sie nicht irgendwie besonders structurirt ist, somit dem Grenzhäutchen auffallend gleicht. Ein Versehen ist hier somit leicht möglich, während die Structurverhältnisse der Exine bei Angiospermen-Pollenkörnern meist sofort bei ihrer Entstehung die nöthigen Anhaltspunkte zu einer Unterscheidung von dem Grenzhäutchen gewähren. Dass übrigens auch hier, so wie wir es in allen anderen Fällen gefunden, die Exine von Anfang an anders als die Specialmutterzellwände reagirt und den ihr eigenen chemischen Charakter sofort zur Schau trägt, das zeigt ihr von Treub bereits constatirtes Verhalten dem Methylgrün gegenüber. Sie wird durch letzteres intensiv gefärbt, während die Specialmutterzellwände ungefärbt bleiben. Nicht die Innenschichten der Specialmutterzellen sind es aber, die ihren chemischen Charakter langsam verändern und dabei tinctionsfähig werden, vielmehr tritt die tinctionsfähige Hülle in unmittelbarem Contact mit dem Grenzhäutchen, als äusserst zarte, allmählich an Dicke zunehmende Membran auf. Um dieselbe vom ersten Stadium der Entstehung an sichtbar zu

machen, behandelte ich die betreffenden Tetraden mit Methylgrün-Essigsäure und liess nun vom Deckglasrande aus langsam verdünnte Schwefelsäure hinzutreten. Unter Einwirkung der letzteren erfolgten Quellungen, welche stets eine Ablösung der polleneigenen Haut von dem Grenzhäutchen zur Folge hatten, wobei die polleneigene Haut zunächst noch deutlich grün blieb. Die Ablösung erfolgte ohne alle Zerreissung, war deutlich ein Abheben, und lehrte, dass die polleneigene Haut von Anfang an vom Grenzhäutchen getrennt war. Unsere Fig. 51, Taf. IV, zeigt eine durch solche Behandlung zur Quellung gebrachte Tetrade, in welcher die polleneigenen Häute bereits messbare Dicke erlangt hatten. — Auf späteren Entwicklungszuständen werden, den Angaben Treub's gemäss, die inneren und mittleren Verdickungsschichten der Specialmutterzellen resorbirt, während die gemeinsame Aussenschicht der Sporenmutterzelle zunächst erhalten bleibt und nun unmittelbar die vier Pollenzellen der Tetrade umgiebt. Diese Art der Resorption, und nicht eine directe Umwandlung der Specialmutterzellwände in Pollenhäute, ist die Ursache jenes bereits von Treub constatirten Thatbestandes.

Ganz ähnliche Bilder wie in verdünnter Schwefelsäure liefert die Verquellung in Millon's Reagens. Eine ausgeprägte Färbung unreifer oder reifer Pollenhäute war hier weder mit Millon's Reagens noch mit Salpetersäure-Ammoniak zu erzielen. Auch sind diese Pollenhäute nur schwach cutinisirt und werden von Chlorzinkjodlösung weniger stark gelbbraun als sonst Exinen gefärbt.

Die reifen Pollenkörner, die ich frisch untersuchte, zeigten an der Exine ebenfalls keine ausgeprägte Structur, nur schwach radiale Streifung. Die Exine erreicht auch nicht grössere Dicke. An der Innenfläche der Exine war in reifen Pollenkörnern eine zarte Intine nachzuweisen und namentlich leicht beim Zerdrücken der Körner sichtbar zu machen.

Da mir bekannt war, dass Herr Guignard sich mit der Entwicklungsgeschichte des Cycadeen-Pollens in der letzten Zeit befasst hatte, so frug ich auch bei demselben an, zu welchem Resultate er in Bezug auf die Anlage der Exine bei Cycadeen gekommen sei. Herr Guignard theilte mir hierauf am 19. Juli dieses Jahres mit, dass er kein Bedenken trage auszusprechen, dass bei Ceratozamia, trotz des manchmal entgegengesetzten Scheines, die Pollenhaut als Neubildung auftrete. Herr Guignard autorisirte mich, von dieser seiner Mittheilung Gebrauch zu machen.

Von Interesse schien es mir, im Vergleiche mit den Cycadeen, auch nochmals meine früheren Angaben über Coniferen-Pollen zu prüfen.[1] Es ist überaus leicht bei Pinus Laricio festzustellen, dass, der allgemeinen Regel gemäss, die Plasmakörper innerhalb der Tetrade sich mit polleneigenen Wänden umgeben. Diese Wände nehmen an Dicke zu, während die Tetradenwände aufgelöst werden, und nachdem letzteres geschehen, beginnt die Bildung der Flügel. Der Vorgang schliesst zunächst an den in so vielen anderen Fällen beobachteten an. Es hebt sich nämlich eine Aussenschicht der Pollenhaut, der Exine, von einer annähernd gleich starken Innenschicht ab und es werden hier auch zwischen diesen beiden Schichten netzförmig angeordnete Leisten eingeschaltet. Während aber die Leistenschicht an den sonstigen Stellen der Haut nur geringe Höhe erreicht, wächst sie ziemlich bedeutend an den Stellen der Flügel aus. Dort wird weiterhin, durch Vermittlung einer zwischen Aussen- und Innenschicht gebildeten, sehr quellbaren Substanz, die Aussenschicht gedehnt und ganz abgehoben, wobei die Leisten von der Innenschicht völlig getrennt werden. Das giebt Bilder wie unsere Figur 52, Taf. IV. Die Zusammensetzung der Exine aus

---

1) Vgl. Ueber Bau und Wachsthum der Zellhäute. p. 115.

zwei gesonderten, durch die Netzleisten getrennten Schichten ist, hinreichend starke Vergrösserung vorausgesetzt, auch ausserhalb der Flügel leicht zu verfolgen. Die Dehnung der Flügeldecken bringt es mit sich, dass die Leisten an denselben auseinander rücken und bei Aufsicht ein relativ weites Maschennetz bilden, welches hingegen an den übrigen Stellen der Haut sehr eng ist. Es muss angenommen werden, dass die Flügeldecken, da sie nicht wesentlich dünner werden, während der Streckung Nahrung erhalten, was auch hier, *sonstigen Erfahrungen gemäss, durch Eindringen lebendiger* Substanz allein erfolgen dürfte. Die Bildung der Intine findet erst kurz vor der Reife statt.

Die Sporen-Häute der Lycopodiaceen, Filices, Equisetaceen und Muscineen.

An diese Schilderung der Entwicklungsvorgänge, die sich auf die Pollenhäute beziehen, wollen wir noch diejenige der Entwicklung einiger Sporenhäute anschliessen. Wie es sich in Sporen und Pollenkörnern um homologe Gebilde handelt, so decken sich, der Hauptsache nach, auch die Vorgänge ihrer Hautbildung und die durch dieselben erzielten Structuren, *so auch stimmen die Häute in mikrochemischer* Beziehung nahe überein. Immerhin fehlt es auch nicht an Erscheinungen, die bei der Hautbildung der Sporen allein bis jetzt beobachtet worden sind und solche haben uns ja auch bei Anlage der Perine der Hydropterideen bereits beschäftigt.

Wir beginnen hier zunächst mit den, in mancher Beziehung eigenartigen Sporen der *Lycopodiaceen.*

Meine Untersuchung erstreckte sich diesmal auf Lycopodium complanatum, Subsp. Chamaecyparissus, L. clavatum

und L. Selago. Die hier zu gebende Schilderung bezieht sich zunächst auf Alcohol-Material von L. Chamaecyparissus.

Die reifen Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus haben eine bräunlich gefärbte Haut, die mit einem netzförmigen Leistenwerk besetzt ist, das an den Knotenpunkten schwach vorspringende Zäpfchen trägt. An der dreiflächig pyramidalen Bauchfläche nehmen die Maschen des Netzwerks an Höhe ab und erlöschen, bevor sie die drei leistenförmig vorspringenden Kanten der Pyramide erreichen, sich stellenweise zuvor in isolierte Leistchen und Zäpfchen auflösend.[1]) Lässt man Chromschwefelsäure zu den in Wasser liegenden Sporen treten. so schmilzt allmählich das Leistenwerk ab und die Oberfläche der Haut zeigt sich nun, den Leisten gemäss. areolirt. Weiterhin wird die ganze Haut gelöst. Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 42) constatirt man leicht, dass die Leisten etwas keulenförmig nach aussen anschwellen und dass sie einer ziemlich stark lichtbrechenden und dicken Haut aufgesetzt sind. Am meisten wird die Untersuchung solcher Querschnitte durch die Behandlung mit Chlorzinkjodlösung gefördert, in welcher die Haut etwas quillt. Es lässt sich jetzt an derselben (Taf. III, Fig. 42) eine schwächere Aussenschicht, welche die Leisten bildet, und eine stärkere Innenschicht unterscheiden, deren Innenrand sich noch mehr oder weniger selbständig markirt. Nach der Bauchkante zu wird die Sporenhaut etwas dicker und färbt sich dort in den inneren Lagen braun. Gleichzeitig nimmt dort eine innerste Partie derselben meist deutlich violette Färbung an. An der Bauchfläche der Spore ist somit die Haut schwächer cutinisirt, ja in ihren innersten Lagen reagirt sie sogar auf Cellulose. Eine besondere, von der hier geschilderten Exine zu trennende Intine ist nicht vorhanden. Ich habe nach letzterer ebenso

1) Vergl. auch Leitgeb, Bau und Entwicklung der Sporenhäute. p. 69.

vergeblich bei Lycopodium Chamaecyparissus als auch bei L. clavatum und L. Selago gesucht, und wenn auch bei L. Selago *die blau zu färbende Lamelle stärker entwickelt ist und auch* auf grössere Ausdehnung hin an der Innenseite der Sporenhaut sich verfolgen lässt, so bleibt sie doch unzweifelhaft überall nur ein innerster Bestandtheil der Exine.[1] Keimende Lycopodiumsporen stehen mir nicht zur Verfügung, doch kann ich kaum annehmen, dass es dieser in keinem Falle von der Exine abhebbare, nur an der Bauchfläche blau zu färbende Bestandteil derselben sein sollte, der bei der Keimung als Intine volle Selbständigkeit erlangen und die Exine abstreifen sollte. Aus den Bildern von de Bary[2]) und Treub[3]) ist vielmehr zu schliessen, dass diese Intine erst späterhin, wohl jedenfalls erst bei der Keimung, gebildet werde. — Lässt man Chromschwefelsäure auf die Querschnitte der Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus oder L. clavatum einwirken, so zeigt sich die Innenschicht der Exine nicht resistenter als die Aussenschicht, eher umgekehrt; das scheinbar entgegengesetzte Verhalten an ganzen Sporen erklärt sich aus dem Umstande, dass alsdann die Aussenfläche mit der Chromschwefelsäure zunächst in Berührung tritt. Der Eau de Javelle widerstehen die Sporenhäute der Lycopodien, selbst auf Querschnitten, in ganz auffallender Weise.

Die Haut der Sporenmutterzellen von Lycopodium Chamaecyparissus ist deutlich geschichtet. Gleich nach vollzogener Viertheilung beginnt hier aber eine eigenthümliche Verdickung der Sporenmutterzellen, und zwar durch Verdickungsmassen, die polsterförmig in das Innere der Specialmutterzellen vorspringen. An günstigen Präparaten aus Alcohol-Material, die in concentrirtem Glycerin untersucht

---

1) Leitgeb, l. c. p. 71, deutet sie hingegen als Intine.
2) Bot. Ztg. 1887. Taf. II, Fig. 7.
3) Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Bd. IV, Taf. IX.

werden müssen, erscheint das Cytoplasma der Sporen-Anlage an seiner Oberfläche festonirt, indem es mit zarten Leisten zwischen die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände hineinreicht (Taf. IV, Fig. 39). Das Bild wird besonders schön, wenn man das Glycerin mit einer Spur von Congoroth versetzt, das den Sporen-Inhalt intensiv tingirt. In die Verdickungsart der Specialmutterzellwände gewinnt man den besten Einblick, wenn man in concentrirtem, mit Hämatoxylin versetztem Glycerin die Sporenmutterzellen entsprechender Entwicklungszustände zerdrückt. Die abgelösten Stücke der violett gefärbten Specialmutterzellwände zeigen sich alsdann aus polygonalen, den verdickten Stellen der Wand entsprechenden Feldern gebildet. Lässt man auf Alcohol-Material dieses Zustandes Wasser, das mit Hämatoxylin schwach gefärbt ist, einwirken, so stellt sich ein sehr merkwürdiges Schauspiel ein. Eine äussere, schwächer gefärbte Verdickungsschicht der Specialmutterzelle wird gesprengt, es tritt aus derselben eine nächstfolgende, besonders scharf markirte und besonders stark gefärbte Membranschicht blasenförmig hervor, wird ebenfalls gesprengt und befreit eine Kugel, welche die vier Sporenanlagen enthält (Taf. IV, Fig. 38). Diese innere Kugel weist nur noch eine sehr dünne, gemeinsame, die Specialmutterzellen unmittelbar umgebende Hülle auf. — Die Quellbarkeit der Mutterzellhäute und Specialmutterzellhäute nimmt weiterhin ab, doch bleibt sie noch auf den nächstfolgenden Entwicklungsstadien bestehen, so dass an diesen ähnliche Effecte unter Wasser zu erzielen sind. Etwas ältere Sporenanlagen treten unter solchen Bedingungen aus dem Verbande. Nachdem die Verdickung der Specialmutterzellwände vollendet ist, geht aus der festonirten Hautschicht der Sporenkörper, die Anlage von sporeneigenen Häuten hervor. Die sporeneigene Haut zeigt von Anfang an nur geringe Quellungsfähigkeit (Fig. 40). Sie wird weiterhin verdickt,

und da die vorspringenden Leisten gleich bei ihrer Anlage solid sind, so glättet sich der Contour der wachsenden Haut bald an der Innenseite ab. Die Aussenschicht der Haut, welche die Leisten bildet, setzt sich alsbald etwas gegen die Innenschicht ab, doch sind beide Schichten von Beginn an verbunden und bleiben es auf die Dauer. Die Leisten der Aussenschicht nehmen nach ihrer Anlage noch an Höhe zu und es muss somit angenommen werden, dass zu ihrer Ernährung Substanz vom Zellkörper aus, durch die Innenschicht hindurch, ihnen zugeführt werde. Aussen- wie Innenschicht der Exine geben ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak, sowie auch deutlich die Rothfärbung mit Millon'schem Reagens. Die umhüllenden Mutter- und Specialmutterzellwände werden erst nach Erreichung des fertigen Zustandes der Sporenhaut gelöst, die Sporen treten schliesslich aus dem Verbande und sind in völlig reifem Zustaude auch von einer Schleimschicht nicht mehr umhüllt.

Lycopodium clavatum besitzt ganz den nämlichen Sporenbau wie L. Chamaecyparissus und auch die nämliche Entwicklungsgeschichte. Ob die Sporenmutterzellhäute, wenn Alcohol-Material in Wasser untersucht wird, dieselben Differenzirungserscheinungen zeigen, konnte ich aus Mangel an Material, da mir jüngere Zustände nur in einem älteren Dauerpräparate zur Verfügung standen, nicht feststellen.

Lycopodium Selago zeigt auf der Oberfläche der Sporenhaut nur stumpf vorspringende Höcker, die an Querschnitten als flache Zähne erscheinen. Im Uebrigen ist der Bau der Haut mit demjenigen der beiden anderen Lycopodium-Arten übereinstimmend. Die Aussenschicht der Exine, welche die Leisten bildet, tritt nach Chlorzinkjodbehandlung mit goldgelber Farbe scharf hervor, während die dickere Innenschicht sich der Hauptsache nach hellgelb, mit einem Stich in's grünliche, färbt. Innerhalb der vorspringenden Kanten,

an der Bauchseite, ist die Braunfärbung der äusseren, die Violettfärbung der innersten Theile der Innenschicht bei dieser Species besonders schön zu verfolgen.

Die eigene Art der Verdickung der Specialmutterzellwände, wie wir sie in Lycopodium-Sporen vorfinden, war uns noch nicht begegnet, und so auch nicht die eigenthümliche Bildung der sporeneigenen Haut im Anschluss an diese Verdickungsschichten. Auf die Bildung der sporeneigenen Haut folgt hier alsbald eine Verdickung derselben. Diese Verdickung mag sehr wohl durch Apposition von Membranlamellen erfolgen; Andeutungen eines lamellösen Baues, sowie die etwas verschiedenen Reactionen der aufeinander folgenden Partien der Haut, weisen darauf hin. Jedenfalls findet aber eine weitere Ernährung der so angelegten Hauttheile durch Einwanderung von Substanzen aus dem Zellinnern statt. Das geht besonders aus der nachträglichen Grössenzunahme der Leisten hervor. Eine Intine mag erst bei der Keimung gebildet werden.

Die Exine der Sporen von Osmunda regalis zeigt, von oben gesehen, eine maeandrische Zeichnung, die von unregelmässig contourirten, in einander greifenden Leisten herrührt. Diese Leisten präsentiren sich an Querschnitten als zäpfchenförmige Auswüchse. Die Zäpfchen entspringen einer homogen erscheinenden Haut, an der sich, wie Leitgeb richtig angiebt[1], nach längerer Chlorzinkjod-Behandlung eine etwas dickere, rothbraun gefärbte Innenschicht von einer schwächeren, hellen, sich in die Zäpfchen fortsetzenden Aussenschicht unterscheiden lässt. Nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure färbt sich die Innenschicht braunroth, während die Aussenschicht, sammt Zäpfchen, sich nur schwach tingirt. Auf Grund der jetzt angestellten Untersuch-

1) l. c. p. 63.

ungen muss ich, älteren und neueren[1]) Angaben gemäss, die Existenz einer zarten Intine in den reifen Sporen zugeben. Man überzeugt sich von dem Vorhandensein derselben am leichtesten, wenn man, wie Leitgeb, die Sporen mit Chromschwefelsäure behandelt; die Exine wird alsdann rasch aufgelöst, während die Intine zunächst widersteht und als zartes Häutchen den Sporeninhalt umgiebt. Auch kann man, wie es frühere Beobachter gethan, starke Kalilauge auf die Sporen einwirken lassen, wobei letztere häufig platzen und ihren Inhalt, von der zarten Intine umgeben, entleeren. Nach vorhergehendem Auswaschen gelingt es alsdann sogar, die Intine mit Chlorzinkjodlösung intensiv blau zu färben.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Sporen sich innerhalb der Specialmutterzellen mit eigener Membran umgeben, deren Entstehung aus der Hautschicht nicht minder auffällig wie bei vielen Pollenkörnern ist. Diese so angelegte zarte Haut ist die Exine, die nach der rasch erfolgenden Auflösung der Specialmutterzellwände an Dicke zunimmt. Hierauf erst beginnt sich die maeandrische Zeichnung an der Oberfläche der Exine zu zeigen, und deren Differenzirung in eine Aussen- und Innenschicht zu vollziehen. Die Betheiligung der Specialmutterzellwände an diesen Vorgängen ist somit ausgeschlossen. Doch auch aus dem umgebenden Tapetenplasma lassen sich dieselben nicht ableiten. Ihre Bildung geht vielmehr, so wie wir das bei Pollenkörnern gefunden hatten, bei Betheiligung von Substanzmassen vor sich, welche die deutlich radial poröse Exine durchwandern. Bezeichnend ist es hierbei, dass die Exine erst kurz vor Auftreten der äusseren Zeichnung die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak zu geben beginnt. Von demselben Augenblicke an erfolgt auch erst ihre Rothfärbung nach Zusatz

1) Leitgeb, l. c. p. 62, dort die ältere Literatur.

von Schwefelsäure. Die Ausbildung der die maeandrisch vertheilten Leisten tragenden Aussenschicht der Exine von Osmunda ist somit keine andere als etwa die Differenzirung einer Aussenschicht der Exine bei zahlreichen Pollenkörnern und ebenso wenig darf es auffallen, dass diese Aussenschicht dann auch etwas anders wie die Innenschicht reagirt. Die Anlage der Intine erfolgte erst kurz vor der Reife der Sporen. Hin und wieder findet man Sporen, an deren Bauchflächen die maeandrische Aussenschicht fehlt. Es tritt dies, wie Leitgeb angiebt, dann ein, wenn die Sporen durch die sich auflösenden Specialmutterzellwände verklebt geblieben sind. Dann unterbleibt eben eine Differenzirung der Aussenschicht der Exine an den Contactflächen. Andererseits kommt es nach Leitgeb[1] auch vor, dass die maeandrische Aussenschicht als gemeinsame Hülle um die ganze Tetrade ausgebildet ist, ohne sich an die Scheidewände derselben zu kehren. In solchen Fällen, muss ich annehmen, hat die Bildung der Exine um den Inhalt der Sporenmutterzellen vor deren Theilung begonnen. Es ist auf Grund dieses letzten Vorkommnisses anzunehmen, dass auch hier die Exine zunächst durch Anlagerung neuer Membranlamellen und hierauf erst durch Einwanderung von Substanz in dieselben wächst, und so dürften denn in einem solchen Falle, wie der letztgenannte, die äusseren Lamellen der Exine an den erst später gebildeten Scheidewänden gefehlt haben.

Meine älteren Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Sporen von Equisetum haben sich auch bei erneuerter Untersuchung als richtig erwiesen und verlangen der Correctur nur in untergeordneten Punkten. Zunächst sei daran erinnert, dass die reife Spore von einer äussersten, die Elateren bilden-

1) Leitgeb, l. c. p. 65.

den Hülle umgeben ist, und ausserdem noch zwei dicht anliegende Häute besitzt. Die äussere der letztgenannten Häute, die ich als Mittelhaut bezeichnet hatte[1]), steht der inneren an Dicke wesentlich nach. Ausserdem lässt sich noch um den Sporeninhalt ein äusserst zartes, nicht immer scharf nach innen abgegrenztes Häutchen erkennen, das als Intine zu definiren ist.[2]) Diese Intine lässt sich mit Chorzinkjodlösung blau färben, während die Mittel- und Innenhaut, welche als Exine zusammenzufassen sind, rothbraune Färbung annehmen. Die Elateren färben sich bekanntlich in ihren nach innen gekehrten Theilen schön violett, während sie an der Aussenseite farblos bleiben Der Innenseite der Elateren haften für gewöhnlich Körnchen an, die sich ähnlich wie die Substanz dieser Elateren verhalten. Sie nehmen in Chorzinkjodlösung einen mehr oder weniger deutlichen hellvioletten Ton an, ohne sich mit Jodlösung allein zu färben. Die Sporen von Equisetum palustre, E. limosum und E. Telmateja verhalten sich in allen Punkten gleich und beziehen sich die hier gemachten Angaben sowohl auf die Untersuchung der ganzen Sporen als auch der Querschnitte.

Die Entwicklungsgeschichte hatte ich seinerzeit an Equisetum limosum studirt, diesmal diente mir Equisetum palustre zu dem gleichen Zweck. Wie ich das früher schon geschildert habe, tritt das Protoplasma der Tapetenzellen hier zwischen die Sporenmutterzellen gleich nach deren Isolirung ein[3]) und umgiebt dieselben. Nach der Theilung treten die Sporen-Anlagen gleich auseinander und zeigen sich in Gallertblasen eingeschlossen. Ich liess diese Blasen aus den gequollenen Specialmutterzellwänden hervorgehen, stellte jetzt aber fest, dass die Specialmutterzellwände, ganz wie bei den

1) l. c. p. 121.
2) Vgl. über diesen Nachweis bei Leitgeb, l. c. p. 67.
3) l. c. p. 119.

Hydropterideen, aufgelöst werden, und das umgebende stärkereiche Protoplasma zwischen die Sporen-Anlagen, dieselben auseinander drängend und allseitig umhüllend, eintritt. Damit erscheinen die nackten Sporen-Anlagen direct von den zu einem Plasmodium verschmolzenen Protoplasten der Tapetenzellen umgeben (Taf. IV, Fig. 43). Dieses Hüllplasma ist es, welches hierauf um jede Sporen-Anlage die Gallerthülle erzeugt. Hat aber die Gallerthülle eine bestimmte Mächtigkeit erlangt, so bildet das Cytoplasma der Sporen-Anlage seine Hautschicht in eine zarte Membran um. Die bis dahin runden Sporen-Anlagen erscheinen hierauf an Alcohol-Präparaten *unregelmässig gefaltet (Fig. 45). Kurz vor Fertigstellung* der Gallerthülle werden an deren Oberfläche kleine, stark lichtbrechende Körnchen sichtbar, die nicht anders als die den fertigen Elaterenbändern anhaftenden reagiren, nur geringere Grösse besitzen. Diese Körnchen dürften aus einem der Cellulose verwandten Kohlehydrat bestehen. Mit Chlorzinkjodlösung nahmen sie wohl einen hellvioletten Ton an, während die Gallerthülle farblos bleibt, die Haut der Spore sich zunächst gelblich, bei zunehmender Dicke braun, auf keinem Entwicklungszustand aber violett tingirt. Die Dickenzunahme der Sporenhaut, die als Exine zu bezeichnen ist, schreitet rasch innerhalb der Gallerthülle fort; hat dieselbe aber eine bestimmte Mächtigkeit erreicht, so beginnt sie sich von deren Oberfläche als besondere Membran abzuheben. Mit Chlorzinkjodlösung kann man diese Abhebung auf Stadien veranlassen, die zunächst von der doppelten Zusammensetzung der Sporenhaut noch nichts erkennen lassen. Diese Aussenschicht quillt in der Chlorzinkjodlösung und beginnt daher Falten zu schlagen (Fig. 47). Sie ist zunächst äussert dünn und ihre Falten springen dann nur wenig von der Innenschicht ab; in der Folge wächst aber ihre Dicke und jetzt hebt sie sich auch mehr oder weniger vollständig von der

Innenschicht ab, mit weiten unregelmässigen Falten in die Gallerthülle hineinragend. Hierauf beginnt um die Gallerthülle die Ausbildung der Elateren. Von da an zeigt die Oberfläche der Gallerthülle Cellulose-Reaction. Bei Quellung in Chlorzinkjodlösung stellt sich heraus, dass diese Anlage der Aussenhaut sofort in Schraubenbänder, den Elateren entsprechend, differenzirt ist und so auch erfolgt bei Druck auf die Kugeln die Trennung der Continuität (Fig. 47), wobei die Gallertmasse an den Trennungsstellen hervorquillt. Dass die Anlage der Elateren der Gallertblase aufgelagert wird, erkennt man leicht an dem Umstande, dass die Körnchen, welche die Peripherie der Blase einnahmen, an der Innenfläche der Elateren-Anlage zu liegen kommen, und dass sie bei Sprengung der Gallertblase mit sammt den quellenden Gallertmassen nach aussen treten (Fig. 47). Die Elateren-Bänder nehmen rasch an Dicke zu, deutlich auf ihrer Aussenseite wachsend. Ihre blau sich färbenden, zuerst angelegten Theile werden von weniger tingirbaren nach aussen verdeckt (Fig. 48). Die Sporen-Anlagen nehmen zu gleicher Zeit an Grösse zu, ihre Exine wird dicker und die beiden Schichten derselben liegen schliesslich dicht an einander; die Gallertmasse in der Umgebung der Sporen schwindet, die Elateren erlangen ihre volle Ausbildung und das Hüllplasma wird vollständig verbraucht. — Den Schluss der Entwicklung bildet die Anlage der äusserst zarten Intine um den Sporenkörper.

Nach dieser Schilderung ist es klar, dass wir in den Elateren der Equisetum-Sporen eine echte Perine vor uns haben, das heisst eine Hülle, welche diesen Sporen von einem andern Plasmakörper aufgelagert wird. Es unterliegt keinem Zweifel, dass es das umgebende Plasmodium ist, welches hier die Elateren um die Gallerthülle bildet, ähnlich wie Membranschichten um Gallertblasen etwa bei Marsilia ent-

stehen. Allem Anschein nach wächst die Elateren-Anlage hier durch Auflagerung nach einander gebildeter Membran-Lamellen. Die Exine um die Sporenkörper wird auch erst nach Anlage der Gallerthüllen gebildet als zarte Membran, die weiter an Dicke zunimmt. Die Aussenschicht dieser Exine hebt sich weiterhin von der Innenschicht ab. Möglich ist es, dass sich diese Aussenschicht von der Innenschicht in ähnlicher Weise abspaltet, wie wir dies bei so vielen Pollenkörnern gesehen, möglich aber auch, dass die inneren Verdickungsmassen der Exine vou Anfang dem zuerst angelegten Häutchen nur anliegen. Es würde das voraussetzen, dass die Exine durch Apposition neuer Lamellen, oder doch mindestens einer solchen Lamelle, hier in die Dicke wachse. Für die Entscheidung dieser Frage fehlen die Anhaltepunkte: sicher scheint hingegen, dass die Anlage der Exine auch durch Substanz-Einwanderung wächst. So ist vor Allem die nachträgliche Flächen- und Dickenzunahme der von der Innenschicht abgetrennten Aussenschicht der Exine begreiflich. Die Annahme einer Substanz-Einwanderung in diese Häute wird auch durch die Reactionen gestützt. Die Exine giebt auf allen Entwicklungsstadien ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und Rothfärbung mit Millon's Salz, welche Färbungen an der Perine nie gelingen.

An die bei Lycopodium-Sporen geschilderten, durch die Verdickung der Specialmutterzellwände charakterisirten Vorgänge schliessen sich die in den Riccia-Sporen zu beobachtenden an.

Die dunkelbraunen Sporen von Riccia glauca zeigen sich auf der Rückenfläche, sowie auch auf den drei Bauchflächen, netzförmig areolirt und sind von einem äquatorialen Flügel, das heisst einem an der Grenze von Rücken- und Bauchfläche verlaufenden Saum umgeben. An den dorsalen

Enden der drei Leisten der Bauchfläche zeigt der Saum eine farblose, concave Vertiefung, die sich an jüngeren Sporen hingegen als Papille vorwölbt. Diese Papille sinkt eben im fertigen Zustand zusammen, ist eventuell auch ganz desorganisirt. Lässt man, nach dem Vorbilde von Leitgeb, Chromschwefelsäure auf die reifen Sporen einwirken, so hebt sich von denselben, so wie es Leitgeb beschrieben hat[1]), eine äussere, braune Haut, die rasch farblos wird, in Falten ab, schwillt blasenförmig an und löst sich alsbald auf. Eine nächstinnere, braune Haut bleibt zurück, welche durchaus *noch die typische Areolirung der unversehrten Sporenhaut* aufweist. Auf Querschnitten durch reife Sporen (Taf. III, Fig. 20) überzeugt man sich auch von dem Vorhandensein einer dritten Haut, der homogenen, unter den Falten der beiden erstgenannten Häute continuirlich fortlaufenden Intine. Diese tritt besonders schön nach Behandlung mit Congoroth hervor, welches sie intensiv roth tingirt, die äussere und die mittlere Sporenhaut aber unverändert lässt. Die äussere und die mittlere Sporenhaut, die ich zunächst auch hier als Aussenschicht und Innenschicht der Exine unterscheiden will, sind in übereinstimmender Weise gefaltet und, den Saum ausgenommen, nur durch ein wenig körnige Zwischensubstanz von einander getrennt. Innerhalb des Saumes treten Aussenschicht und Innenschicht der Exine weiter auseinander. Der Zwischenraum ist an jüngeren Sporen mit einer gallertartigen Substanz erfüllt, die sich in die körnige Zwischensubstanz der übrigen Sporenhaut fortsetzt. Späterhin erhärtet diese Gallertsubstanz und schrumpft zusammen.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporenhaut von Riccia ist nicht ganz leicht zu gewinnen und daraus mögen sich die Differenzen zwischen Leitgeb's[2]) und meiner Schilde-

1) Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute, p. 40.

2) l. c. p. 42 ff.

rung erklären. Gleich nach vollzogener Viertheilung der Sporenmutterzelle beginnt hier, ähnlich wie wir das schon bei Lycopodium zu beobachten Gelegenheit hatten, eine Verdickung der Specialmutterzellwände. Diese Verdickung erfolgt hier ebenfalls durch Verdickungsmassen, die sich polsterförmig in den Innenraum der Zelle vorwölben (Taf. III, Fig. 18). Die Verdickung ist etwas weniger ausgiebig an den Bauchflächen der Sporen als an deren Rückenfläche. Die Verdickungsmasse erscheint glashell und durchscheinend, ebenso wie die ursprüngliche Mutterzellwand. Zwischen die Verdickungsmassen springt das Cytoplasma der Spore leistenförmig vor und zeigt sich somit, in Oberflächenansicht, netzförmig gefeldert. Durch Druck auf das Deckglas, der die Tetraden zum Platzen bringt, gelingt es öfters, die Verdickungsmassen von den Aussenwänden glatt abzulösen, sie sind denselben somit, allem Anscheine nach, apponirt worden. Die verdickten Stellen gewinnen, bei gleichzeitiger Grössenzunahme der ganzen Tetrade, an Höhe und Breite und springen alsbald auffallend tief in das Innere der Sporen vor. Dieses starke Vorspringen ist freilich zu nicht geringem Theil der Quellung zuzuschreiben, welche die Verdickungsschichten in der Untersuchungsflüssigkeit erfahren. Nach Fertigstellung dieser Verdickungsschichten umgeben sich die Sporen mit einer eigenen Haut. Das Lichtbrechungsvermögen dieser Haut ist zunächst so wenig von demjenigen der Verdickungsschichten der Specialmutterzellen verschieden, dass es die letzteren zu zerdrücken gilt, um sich von der Existenz der ersteren zu überzeugen. Auf diese Weise gelingt es nämlich unschwer, die Sporenanlagen mit ihren jungen, gequollenen Wänden von den Verdickungsschichten der Specialmutterzellen zu trennen. Die junge Sporenwandung folgt den Ausbuchtungen der Verdickungsschichten der Specialmutterzelle und springt somit gleich bei ihrer Anlage mit Netzleisten vor. Nachdem die-

selbe eine bestimmte Dicke erreicht hat, wird vom Cytoplasma aus eine zweite Haut angelegt. Diese zweite Haut schmiegt sich annähernd den Umrissen der ersteren an und ist somit gebuchtet wie jene. Beide Häute sind durch eine gallertartige Substanz getrennt, die nur am Saum eine starke Entwicklung erlangt. Diese gallertartige Substanz wird weiterhin körnig. Beide Häute sind am leichtesten getrennt am Saume zu verfolgen. An diesem stellt man auch am besten die allmähliche Zunahme der Dichte in der äusseren Haut fest. An der vorspringenden Papille verhält sich aber die Substanz der Aussenhaut von Anfang an etwas abweichend, ist sehr wenig dicht und stark quellbar (Taf. III. Fig. 18, 19a). Während die Innenhaut an Dicke zunimmt, wird sie stark lichtbrechend und beginnt sich zugleich gelblich zu färben (Fig. 18, 19a). Beide Häute, namentlich aber die innere, nehmen zugleich die Eigenschaften cutinisirter Membranen an. Erst kurz vor der Reife umgiebt sich das Cytoplasma der Spore auch noch mit einer Intine (Fig. 19a). Weiterhin erfolgt eine Bräunung der beiden äusseren Sporenhäute. Die Verdickungsschichten der Specialmutterzellen sind nach Fertigstellung der Sporenhaut und noch bei beginnender Bräunung derselben vorhanden. Schliesslich werden sie bis auf geringe Reste resorbirt, nachdem sie zuvor eine nicht unbedeutende Dehnung erfahren haben. Vom Theilungsstadium an bis zu demjenigen der vollen Reife wächst die Tetrade zum doppelten Durchmesser an.

Unterstützt wird die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hier durch Tinctionen mit Congoroth, das aber nur in äussert geringen Mengen, so dass es die Beobachtungsflüssigkeit eben nur rosa färbt, zugesetzt werden darf. Es fällt auf, dass die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände und die jungen Sporenwände sich rasch und intensiv roth färben, allmählich aber ihre Färbung wieder einbüssen,

während die Sporenhäute mittlerer Entwicklungsstadien, noch vor ausgeprägterer Bräunung, den Farbstoff festhalten. In dem Maasse, als sich die Sporenhänte bräunen, verlieren sie wiederum die Fähigkeit, sich mit Congoroth zu färben und die Intine allein speichert dasselbe auf. Auffallend ist auch an Sporen mittlerer Entwicklungsstufe die Erscheinung, dass das Congoroth zunächst die stark gequollenen Papillen am Saume tingirt, dass von diesen aus sich der Farbstoff in der Haut verbreitet und dass, wenn die Sporenhaut intensiv gefärbt erscheint, sie den Papillen schliesslich den ganzen Farbstoff entzogen hat.

Die Salpetersäure-Ammoniak- und die Millon'sche Reaction treten an den Sporenhäuten von Riccia glauca deutlich, wenn auch nicht sehr kräftig ein. Wie bereits von Leitgeb hervorgehoben wird, gelingt bei Riccia glauca eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod weder an den Mutterzell- noch den Specialmutterzellwänden. Hingegen färbt sich die Innenschicht und selbst auch die Aussenschicht der Exine auf mittleren Entwicklungszuständen blau, wenn der Behandlung mit Chlorzinkjodlösung diejenige mit Chromschwefelsäure vorausgeht. Letztere Einwirkung muss aber entsprechend regulirt und die Chromschwefelsäure hierauf ausgewaschen werden.[1]) Bei Riccia crystallina nehmen, nach Leitgeb, im Gegensatz zu Riccia glauca, die Mittellamellen bei Chlorzinkjodbehandlung intensive Blaufärbung an und auch an der übrigen Substanz der Scheidewände, und den peripherischen Theilen der Specialmutterzellen, soll eine schwache Blaufärbung zu erzielen sein.[2]) Eau de Javelle greift die reifen Sporenhäute ganzer Sporen von Riccia glauca relativ nur langsam an, weit rascher die Querschnitte. Im Resultate

1) l. c. p. 49, 45.
2) l. c. p. 49.

bleibt von den beiden äusseren Sporenhäuten nur ein substanzärmeres, farbloses Skelet zurück, während die Intine intact sich zeigt.

Fassen wir die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so ergiebt sich aus derselben, dass bei Riccien nach vollzogener Theilung der Sporenmutterzelle, die Specialmutterzellwände stark verdickt werden. Die Verdickung trifft polygonale Felder, die nur durch schmale Zwischenräume getrennt werden, welche das Cytoplasma der Sporenanlage füllt. Im Anschluss an diese Verdickungsschichten bildet sich hierauf die sporeneigene Wand, die ihrer Anlage gemäss mit netzförmigen Leisten vorspringt. Hat diese zarte Haut eine bestimmte Dicke erreicht, so folgt die Anlage einer zweiten Haut und auf diese erst diejenige der Intine. Die beiden äusseren Häute cutinisiren später. Weil dieselben getrennt von einander auftreten, so möchte *Leitgeb* nur die innere als Exine bezeichnet wissen; die äussere ist für ihn eine Perine. Diese Definition kann ich nicht gelten lassen, denn der Name Perine muss, meiner Auffassung nach, für Häute reservirt bleiben, die einem gegebenen Plasmakörper von einem anderen aufgesetzt werden. Auch kann ich keinesfalls die Ansicht theilen, dass die zuerst gebildete Sporenhaut von Riccia den Specialmutterzellwänden zuzuzählen sei und nur eine besondere differenzirte Innenschicht derselben vorstelle. Sie ist unzweifelhaft eine Neubildung und tritt von Anfang an gesondert von den Verdickungsschichten der Specialmutterzellwände auf. Das lässt sich beim Zerdrücken der Specialmutterzellen in geeigneten Medien mit Sicherheit constatiren. Auch stellt man ebenso bestimmt fest, dass die Leisten der äusseren Sporenhaut bei ihrer Anlage nicht bis auf den Grund der die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände trennenden Furchen reichen. Die Differenzirung der innersten Theile dieser Verdickungsschichten als Sporenhaut

würde unter solchen Umständen nur getrennte polygonale Felder, nicht eine zusammenhängende Haut, liefern. Will man diese Aussenschicht der Exine, weil die Innenschicht getrennt von ihr gebildet wird, mit einem besonderen Namen belegen und die Bezeichnung „Exine" für die Innenschicht allein in solchen Fällen reserviren, so könnte diese Aussenschicht den Namen Protexine erhalten. Zu bedenken wäre hierbei aber, dass unter ganz ähnlichen Bedingungen an den Lycopodium-Sporen nur eine einzige Haut gebildet wird, und dort uns deutlich nur als Aussen- und Innenschicht der Exine das entgegentritt, was hier gesondert angelegt wird. So könnte man, meine ich, auch bei Riccia von einer anderen Art der Bezeichnung absehen und sich mit der Unterscheidung einer Aussen- und Innenschicht der Exine begnügen. Wie wir bei verschiedenen Pollenkörnern gesehen haben, können ebenso auch spätere Differenzirungen zu einer nachträglichen Sonderung einer einheitlich angelegten Haut in getrennte Schichten führen. — Die Gallertsubstanz, welche an der Innenfläche der Aussenschicht der Exine bei Riccia zu finden ist, gehört wohl noch mit zu dieser Aussenschicht. So sieht es namentlich innerhalb des Saumes aus, wo die Trennung zwischen der Aussenschicht und der Gallertmasse nicht immer eine ganz scharfe ist. Für den Umstand, dass die Bildung der inneren gallertartigen Theile der Aussenschicht auf diejenige der äusseren festeren Theile folgt, spricht andererseits das Verhalten der quellenden Papille, deren Substanz deutlich gegen die Gallertmasse abgesetzt ist. Wie weit Apposition und Substanz-Einwanderung hier sonst noch in einander greifen, mag im Einzelnen dahingestellt bleiben; dass nachträgliche Substanz-Einwanderung in die angelegten Membranen überhaupt stattfindet, das zeigt vor Allem die Flächen- und Dickenzunahme der Aussenschicht während des Wachsthums der Tetrade. Die Ernährung dieser Aussen-

schicht der Exine erfolgt aber auch hier, wie in so vielen anderen Fällen, durch die Innenschicht hindurch.

Noch instructiver ist in mancher Beziehung der nahe verwandte Bau der Sporen von Sphaerocarpus terrestris und soll auch dazu dienen, die Angaben über Riccia noch zu bekräftigen und zu ergänzen.

Schon Leitgeb[1]) hat auf die grosse Aehnlichkeit im Bau der Sporenhäute von Riccia und Sphaerocarpus hingewiesen. Die Entwicklungsgeschichte dieser Sporenhäute differirt aber in einem sehr wesentlichen Punkte. Es wird nämlich bei Sphaerocarpus, wie gleich vorausgeschickt werden mag, die Aussenschicht der Exine vor der Theilung der Sporenmutterzelle gebildet und sind die vier Sporen somit gemeinsam von ihr umgeben. Mein unvergesslicher Freund Leitgeb stellte mir sein Arbeitsmaterial zur Verfügung, was mich in den Stand setzte, dieses interessante Verhalten aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Später hatte auch der College Just die Güte, mich mit frischen Pflanzen zu versorgen, die ich freilich auch erst in Alcohol legen musste und erst später studiren konnte, so dass alle meine Angaben sich auf Alcohol-Material beziehen.

Die Sporen von Sphaerocarpus terrestris sind somit von einer gemeinsamen Schicht der Exine umhüllt und bleiben zu Tetraden vereinigt.[2]) Die Oberfläche der Tetrade ist durch vorspringende Leisten netzförmig gefächert, ganz übereinstimmend dem Verhalten an den Sporen von Riccia. Die Knotenpunkte des Netzes springen etwas vor; die Leisten derselben laufen continuirlich über die Ansatzstellen der Scheidewände der Tetrade fort, sich stets rechtwinkelig zu

---

1) l. c. p. 40.

2) Vgl. Leitgeb, l. c. p. 13 und die Abbildungen auf Taf. I und III.

diesen Scheidewänden orientirt zeigend.[1]) Querschnitte lassen an den Rückenflächen der Sporen drei Häute unterscheiden: die Aussen- und Innenschicht der Exine und die Intine. Ganz reife, dunkelbraune Sporenhäute geben Bilder wie das in Fig. 30, Taf. III, dargestellte. Zu äusserst liegt die ziemlich scharf abgesetzte, in leistenförmige Falten vorspringende, stark lichtbrechende, annähernd homogene, bräunlich gefärbte Aussenschicht der Exine (ae). Dann folgt die faserig-lamellöse, dunkelbraun gefärbte, wesentlich stärkere Innenschicht der Exine (ie). Diese Innenschicht springt nach aussen in die Falten der Aussenschicht vor, dieselben erfüllend; nach innen zu schliesst sie mit glattem Umriss ab. An den Ansatzstellen der Scheidewände, soweit der Schnitt dieselben genau rechtwinkelig getroffen hat, sieht man die Aussenschicht der Exine sich über die Scheidewand fortsetzen, die Innenschicht der Exine hingegen in dieselbe eintreten. Die Scheidewand erweitert sich an ihrer Ansatzstelle und so auch findet man oft im Mittelpunkt der Tetrade die Scheidewände zu einem faserig-lamellösen Zwickel erweitert. Unter günstigen Umständen kann man an der Ansatztelle der Scheidewand, innerhalb der faserigen lamellösen Substanz, die Mittellamelle der Scheidewand verfolgen, die bis an die Aussenschicht der Exine reicht und an dieselbe ansetzt (Fig. 30). Meist ist dieselbe in der faserigen Substanz nicht mehr zu unterscheiden, und nur äusserst schwer weiter in die Scheidewand zu verfolgen. Auch die Substanz der Innenschicht der Exine zeigt sich innerhalb der Scheidewand meist sehr schwach entwickelt, so dass die Scheidewände auf die beiden Intinen fast reducirt erscheinen. Die homogene, farblose Intine (i) erlangt aber innerhalb der Sporen eine relativ starke Entwicklung.

---

1) Vgl. auch Leitgeb, l. c. p. 14 und Taf. I, Fig. 15.

An halbreifen, noch kaum gebräunten Tetraden, welche längere Zeit in verdünntem Glycerin gelegen haben, gelingt es durch vorsichtig regulirten Druck auf das Deckglas, die einzelnen Sporen der Tetrade mehr oder weniger vollständig von einander zu trennen. Die Trennung erfolgt innerhalb der Innenschicht der Scheidewände und zwar besonders leicht in den äusseren Theilen derselben. Die Aussenschicht der Exine wird durch diese Operation gesprengt. Nach erfolgter Bräunung der Sporenwände ist eine solche Trennung der Sporen durch kein Mittel mehr zu bewirken.

Das Alcohol-Material, das für meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen diente, kam zum Theil in Glycerin verschiedener Concentrationsgrade, mit und ohne Zusatz von Congoroth, zum Theil in Chloralhydrat-Jodglycerin zur Verwendung. Ein bestimmter Quellungsgrad der jungen Membran-Anlagen fördert unter Umständen die Untersuchung, darf aber nicht überschritten werden, weil sonst wichtige Abgrenzungslinien schwinden. In Wasser und verdünntem Glycerin sind die Bilder vielfach nur kurze Zeit zu brauchen. In Glycerin entsprechender Concentration können die Präparate dauernd aufbewahrt werden; die besten Bilder aber, mit nur geringer Quellung und meist scharfer Abgrenzung der Conturen erhielt ich, wenn ich mein Alcohol-Material in Chloralhydrat (8 Theile Chloralhydrat, 5 Theile Wasser), das zur Hälfte mit Jodglycerin versetzt war, untersuchte.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass bei Sphaerocarpus terrestris bereits die Sporenmutterzellhaut so verdickt wird (Taf. III, Fig. 21), wie bei Riccia erst die Specialmutterzellwände. Es stellt sich hier somit noch vor der Theilung der Sporenmutterzelle dieselbe Verdickungsart ein, wie sie dort erst auf diese Theilung folgt. Auch hier sind es polygonale Felder der Zellhaut, welche verdickt werden und sich nach dem Zellinnern polsterförmig verwölben. So wie

diese Verdickung, so erfolgt hier auch die Anlage der Aussenschicht der Exine noch vor Theilung der Sporenmutterzelle, etwa dann, wenn die Verdickungsmassen der Mutterzellhaut sich halbkugelig in den Zellraum vorgewölbt haben (Fig. 22). *Die relativ grossen Stärkekörner zeigen sich hierbei in peripherischer Lage angesammelt* und folgen vorwiegend den vorspringenden Leisten des Cytoplasma, was nach Leitgeb[1]) an frischem Material wesentlich deutlicher, als an dem in Alcohol fixirten, hervortreten muss. Die Exine wird, von Anfang an von den Verdickungsschichten der Sporenmutterzelle getrennt, als „tetradeneigene" Haut angelegt. Die Beobachtung derselben ist aber durch ihre eigene, und der Verdickungsschichten der Sporenmutterzelle, starke Quellbarkeit erschwert. Bilder wie unsere Fig. 23 lassen aber über die von Anfang an selbständige Anlage der tetradeneigenen Haut keinen Zweifel, und wenn ein Zweifel doch noch übrig bleiben sollte, so wird er beseitigt, sobald es, etwa in Glycerin von entsprechender Concentration, gelungen ist, den Inhalt der Sporenmutterzelle, mit der Anlage der Exine bedeckt, aus der Sporenmutterzellhaut herauszudrücken (Fig. 24). Die Leisten *der Exine passen genau in die Zwischenräume der Verdickungsmassen* der Sporenmutterzellhaut und sehen im optischen Durchschnitt wie schwach lichtbrechende Zähne aus. Diese Zähne reichen, wie Fig. 23 auch zeigt, nicht bis auf den Grund der die Verdickungsmassen der Sporenmutterzellhaut trennenden Zwischenräume. Bei solchem Sachverhalt könnte die Aussenhaut der Tetrade, wenn sie, der Annahme Leitgeb's gemäss, der sie als Perine bezeichnet[2]), aus der inneren Lamelle der Sporenmutterzellhaut sich differenzirt hätte, auch hier nur aus getrennten Stücken bestehen, nicht aber ein zusammenhängendes Häutchen bilden. Die Fi-

1) l. c. p. 18.
2) l. c. p. 19.

guren 23 und 24 sind noch ungetheilten Sporenmutterzellen entnommen; die Theilung pflegt aber unmittelbar auf dieses Stadium zu folgen. So stammt unsere Fig. 25 bereits aus einer getheilten Sporenmutterzelle. Die gebildeten Scheidewände zeigen nur geringe Dicke, sie setzen an die gequollene Sporenhaut, die Aussenschicht der Exine, an. An Chloralhydrat-Jodglycerin-Präparaten, welche nur geringe Quellung zeigen, verfolgt man nun unschwer im optichen Durchschnitt der Tetrade die Anlage der Innenschicht der Exine. Sie geht als Neubildung aus der Hautschicht der jungen Sporen hervor. Sie erscheint als stark lichtbrechendes Häutchen, das im ganzen Umfang dieser Sporen angelegt wird (Fig. 26). Dieses Häutchen nimmt an Dicke zu. Ausserhalb desselben liegt, scharf abgegrenzt, die weit schwächer lichtbrechende Aussenschicht der Exine. Die Innenschicht folgt dem Contur dieser Aussenschicht. Letztere beginnt hierauf in ihrer Peripherie dichter zu werden. Tetraden, die man auf diesem Entwicklungszustand in Wasser zerdrückt, zeigen leicht, wie unsere Fig. 27 und 28, eine Trennung der peripherischen Theile der Aussenschicht von der Anlage der Innenschicht. Die zwischenliegenden, weniger dichten Theile der Aussenschicht sind verquollen. Auf diesem Entwicklungszustand treten die Sporenanlagen bei Druck auch am leichtesten aus dem Verbande. Die Scheidewände resistiren eben nicht viel mehr wie die inneren Partien der Aussenschicht. Weiterhin nimmt die Dichte der Aussenschicht auch in den inneren Partien zu, gleichzeitig gewinnt die Innenschicht an Dicke und beginnt sich faserig-lamellös zu differenziren (Fig. 29). Diese Differenzirung der Innenschicht ist mit einer Gelbfärbung derselben verbunden. Die Mutterzellhaut wird währenddem gelöst. Jetzt wird die Intine angelegt und damit ist der fertige Zustand der ganzen Sporenhaut, wie ihn unsere Figur 30 zeigt, alsbald erreicht.

Vom Augenblick der Theilung bis zur Fertigstellung der Tetrade nimmt ihr Durchmesser über das Doppelte zu.

Die sogenannten Proteïn-Reactionen sind aus der Exine von Sphaerocarpus leicht zu erzielen, und zwar sowohl bei Salpetersäure-Ammoniak-, als auch bei Millon's-Behandlung. Die Gelb- respective Rothfärbung treten freilich ausgeprägt nur an der Aussenschicht der Exine auf, da die braune Färbung der Innenschicht an reifen Sporen die Reaction verdeckt. Chlorzinkjodlösung färbt die Innenschicht der Exine dunkler, die Aussenschicht heller gelbbraun, während die Intine schön violett hervortritt. In der Chlorzinkjodlösung quillt zugleich die Aussenschicht der Exine etwas und setzt nun besonders scharf gegen die Innenschicht ab. Auf jüngeren Entwicklungszuständen ist mit Chlorzinkjodlösung schwache Blaufärbung auch der Sporenmutterzellwand zu bewirken, so auch färben sich die jungen Scheidewände und die in der Anlage begriffene Aussenschicht der Exine. In der Innenschicht der Exine konnte ich auf keinem Entwicklungzustand Blaufärbung bewirken.[1]) In Kalilauge nehmen die beiden Schichten der Exine gelbe Färbung an, was an der inneren wiederum besonders hervortritt. Eau de Javelle desorganisirt nach längerer Einwirkung die beiden Schichten der Exine vollständig, so dass nur ein körniger Detritus zurückbleibt. Die Intine zeigt sich intact erhalten. Chromschwefelsäure schmilzt an ganzen Sporen zunächst die Aussenschicht der Exine ab, auf Querschnitte angewandt greift sie im Allgemeinen zunächst auch die Aussenschicht an, doch ziemlich ungleichmässig, alsbald beginnt sich die Wirkung auch auf die Innenschicht zu äussern.

Wie die vorausgehende Schilderung gezeigt hat, differirt Sphaerocarpus von Riccia glauca wesentlich nur in der Zeit, zu welcher die einzelnen Entwicklungsvorgänge sich

1) So auch Leitgeb l. c. p. 21 u. 18.

abspielen; was diese Vorgänge hingegen selbst anbetrifft, so lassen sie sich durchaus in Parallele ziehen. Bei Sphaerocarpus wie bei Riccia glauca beginnt die Entwicklung mit derselben Art der Verdickung, in dem einen Falle der Sporenmutterzellhaut, in dem andern der Specialmutterzellwände. Dann folgt die Anlage der Aussenschicht der Exine, die bei Sphaerocarpus weniger resistenzfähig gegen äussere Eingriffe als bei Riccia sich zeigt. Da auch diese Aussenschicht der Exine bei Sphaerocarpus vor der Theilung der Sporenmutterzelle angelegt wird, so kann sie der Tetrade nur gemeinsam zukommen. An diese Aussenschicht setzen die Scheidewände der Tetrade an. Hierauf erst folgt die Bildung der Innenschicht der Exine, nunmehr im Umfang der einzelnen Sporen. Die Aussenschicht der Exine bildet eine homogene Haut; die Innenschicht erfährt nachträglich eine faserig lamellöse Differenzirung. Manche Erscheinung spricht für einen Aufbau der Aussenschicht aus einer Reihe apponirter Lamellen, während allem Anschein nach die Innenschicht der Exine, einmal angelegt, nur durch Substanz-Einwanderung an Dicke zunimmt. Daher auch die Cellulose-Reaction in der Aussenschicht, die an der Innenschicht nicht zu gewinnen ist. Ein nicht unbedeutendes Flächen- und Dickenwachsthum ist übrigens auch an der Aussenschicht der Exine nach Anlage der Innenschicht zu constatiren und kann nur durch Substanz-Einwanderung erfolgen. Dabei erlangt diese Aussenschicht auch grössere Dichte und zugleich die Reactionen cutinisirter Substanzen. Dass die Aussenschichten der Exine hier und bei Riccia einander entsprechen, ist wohl ohne weiteres klar: es hat nur eine Verschiebung in der Entwicklungszeit stattgefunden. Diese Aussenschicht hier als Perine zu bezeichnen, geht aus denselben Gründen wie bei Riccia nicht an. Protexine könnte sie heissen, doch zog ich es vor, sie auch hier, als Aussenschicht, zur Exine zu

ziehen. Maassgebend waren für meine Entscheidung dieselben Gründe, die ich bei Riccia entwickelt und will ich nur noch daran erinnern, dass bei Osmunda die Exine, die für gewöhnlich die einzelnen Sporen umgiebt, gelegentlich noch vor der Theilung der Sporenmutterzellen angelegt wird und dann, wie hier bei Sphaerocarpus, der ganzen Tetrade gemeinsam zukommt.

Einige Hautbildungen bei Peronosporeen, Chytridieen, Volvocineen, Desmidiaceen und Mucorineen, sowie die Gallertbildung bei Conjugaten und Diatomeen.

Während ich die Aussenschicht der Exine, oder die Protexine, der eben behandelten Lebermoose, nicht als Perine kann gelten lassen, ist als solche die Hülle auszusprechen, die um die Oogonien verschiedener Peronosporeen gebildet wird. Denn nach de Bary ist es das umgebende „Periplasma", welches sich in den gedachten Fällen zu einer die reifen Oosporen eng umschliessenden, derben, meist intensiv braunen Membran, mit verschiedenen chrakteristischen Sculpturen entwickelt.[1])

Ebenso würde es sich, den Angaben Alfred Fischer's nach, um Perinen an den „Stachelkugeln" gewisser parasitisch in den Saprolegnieen lebender Chytridieen handeln. Bei diesen soll der sehr eigene Fall vorliegen, dass eine Perine um die in Betracht kommenden Sporangien von dem Protoplasma des Nährwirthes gebildet wird.[2]) Alfred Fischer

1) Zuletzt in Vgl. Morph. u. Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. 1884. p. 146. Das Nähere in Beitr. zur Morph. u. Physiol. der Pilze. IV. Reihe. 1881. p. 63.

2) Alfred Fischer, Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, 1882. p. 286.

giebt beispielsweise bei Olpidiopsis an[1]), dass um das mit glatter Membran versehene Sporangium sich Protoplasma des Wirthes sammelt und zur Bildung des Stachelbesatzes aufgebraucht wird. Die Stacheln sollen auf die ursprüngliche glatte Membran „niedergeschlagen" werden. Bei Rozella entstehen die Stacheln, nach Fischer, als glänzende Punkte in der Plasmaumhüllung, in gleichen Abständen am Umfange der Dauerspore ansetzend. Mit ihnen zugleich soll eine zweite äussere Membran „ausgeschieden" werden, welche an der reifen Spore den Stachelbesatz trägt.[2])

Ein günstiges Object für das Stadium mit Stacheln besetzter Eisporen bot sich mir in Volvox Globator dar. Bei Betrachtung fertiger Eisporen, die mit stacheliger Exine und glatter Intine versehen sind, erwacht leicht die Vorstellung, die Stacheln seien auch hier, in ähnlicher Weise etwa wie am Pollen der Malvaceen, aus der Oberfläche einer zunächst glatten Haut hervorgewachsen. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr liegt hier wieder ein neuer Modus der Ausbildung von Auswüchsen an freien Zellen vor. — Nach der Befruchtung umgiebt sich die Eispore mit einer glatten, homogenen Haut, die rasch ziemliche Dicke erlangt (Taf. IV, Fig. 63.) Hierauf beginnt der Plasmakörper der Eispore sich an seiner Oberfläche auszubuchten und diesen Ausbuchtungen gemäss die weiche Haut zu gestalten (Fig. 64). Die kegelförmigen Vorsprünge des Plasmakörpers und übereinstimmend auch der Exine, nehmen an Höhe zu (Fig. 65, 66 und 67) und werden schliesslich zu ansehnlichen, spitz auslaufenden Stacheln (Fig. 67). Währenddem wächst die Haut in die Dicke. Haben die Stacheln die definitive Höhe erreicht, so werden sie mit derselben glashellen Substanz, aus

1) l. c. p. 316.
2) l. c. p. 333.

welcher die Membran auch sonst besteht, ausgefüllt. Gleichzeitig zieht sich der Plasmakörper zurück und rundet sich ab. Ist dies geschehen, so erfolgt die Bildung einer zweiten, ziemlich starken Haut, die überall der Stachelschicht dicht anliegt, doch unschwer sich von derselben trennen lässt und als Intine bezeichnet werden kann. Diese Intine ist völlig glatt, undeutlich lamellös (Fig. 68). Zerdrückt man die entsprechend reife Eispore, so dass sie einen Theil ihres Inhalts entleert, so löst sich stets, so wie es in Fig. 69 zu sehen, die Intine, sich etwas contrahirend, von der Exine ab. — Bei Volvox minor scheint überhaupt in den reifen Sporen die Intine von der Exine getrennt zu sein. Letztere ist zum Unterschied von Volvox Globator glatt.[1])

Dass die Eispore von Volvox Globator zunächst glatt ist, hat bereits Ferdinand Cohn angegeben.[2])

Eine Blaufärbung der glashellen, sonst durchaus nach Cellulose aussehenden Haut mit Chlorzinkjodlösung gelingt nicht, die äusserste Lamelle, welche die Stacheln überzieht, wird gelblich, die Intine etwas bräunlich gefärbt. Aehnlich verhält es sich bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure. In dieser Beziehung stimmt, wie aus den Angaben von Kirchner hervorgeht, auch Volvox minor mit V. Globator überein.[3]) Congoroth färbt die Sporenhaut nicht. Mit Kupferoxydammoniak lässt sich die Haut nicht auflösen. In concentrirter Schwefelsäure verquillt sie leicht auf jüngeren Zuständen, zeigt sich resistenter auf älteren. Eine Färbung war weder mit Salpetersäure-Ammoniak, noch mit Millon's Reagens zu erzielen. Es liegt hier somit eine eigene, von

1) O. Kirchner in Cohn's Beitr. zur Biol. der Pfl. Bd. III. p, 97 und Fig. 3, Taf. VI.

2) Festschrift zum 50jährigen Doctorjubiläum von Goeppert. Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox, 1875, p. 21.

3) l. c. p. 97.

den bisher behandelten abweichende Modification der Hautsubstanz vor.

Bei aufmerksamer Betrachtung kann man auch in der fertigen Exine noch die ursprünglich ausgebuchteten Membrantheile von der Füllmasse in den Stacheln unterscheiden (Fig. 68). Diese Erscheinung kann bei Salpetersäure-Ammoniak-Behandlung noch deutlicher werden. Mit der Reife werden die Häute etwas lichtbrechender, was, mit der grösseren Resistenzfähigkeit zugleich, auf eine Veränderung der Substanz, vielleicht nur in Folge von Incrustationen, hinweist.

Volvox Globator lässt sich sehr gut mit Alcohol fixiren und ist solches Material für das Studium der Hautausbuchtungen der Sporen mindestens ebenso günstig wie frisches.

In ähnlicher Weise wie an den Eisporen von Volvox Globator entstehen, den Schilderungen de Bary's[1]) gemäss, die Stacheln an den Zygosporen der Desmidiaceen. Ob sich dort in manchen Fällen an die Stachelbildung durch Ausbuchtung der Membran, diejenige durch nachträgliches Auswachsen anschliesst, mag dahingestellt bleiben. Die Erhebungen und Einschnitte, die sich nach erfolgter Zelltheilung an der zunächst glatt angelegten, neuen Zellhälfte ausbilden, haben für gewöhnlich auch keine andere *Entwicklungsgeschichte als die Stacheln der Oosporen von* Volvox Globator[2]), und nur in einem Falle giebt de Bary die Bildung grösserer, von Anfang an solider Prominenzen auf der Aussenfläche der Zellmembran an; es sind das klammerartige Anhängsel, welche die Zellen von Sphaerozosma vertebratum verbinden.[3])

Die langen Hörner an den Zellen der Diatomee Chaeto-

1) Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. 1858. p. 50.
2) Ebendas., p. 44.
3) Ebendas., p. 45.

ceros werden nach Schütt[1]) auch als hohle Gebilde angelegt, während die Stacheln der Dauersporen dort als solide Stäbchen sich erheben.

Nach den Angaben von Vuillemin[2]) würden auch die Erhebungen auf den Zygosporen der Mucorineen so wie diejenigen auf den Oosporen von Volvox Globator entstehen. Bei Mucor heterogamus faltet sich die Membran der jungen Zygospore, der Gestaltung der Sporenkörper folgend, und bildet hohle uhrglasförmige Einsenkungen. Eine ringförmige Verdickung wird an der Basis jeder Erhebung angelegt und färbt sich braun; der Scheitel der Erhebung fährt fort zu wachsen und streckt sich zu einer Spitze oder schwillt zu einem Köpfchen an. Die zwischen den Erhebungen gelegenen Membrantheile wachsen hierauf in die Fläche und wölben sich an einzelnen Stellen zu sternförmigen vielspitzigen Zähnen aus. Die Höhlungen dieser Zähne werden in der Folge ausgefüllt, und die ganze Haut allmählich gebräunt, was eine Substanzeinwanderung in die Membran zur Voraussetzung hat. Die Insertionsstellen der Zygospore bleiben von der Verdickung fast ausgeschlossen und färben sich nur in der Mitte dunkel. Dann werden neue farblose Verdickungsschichten von deutlich lamellösem Bau den gebräunten apponirt, so dass die Zygospore eine dunkle Exine und die dicht anschliessende, farblose Intine aufzuweisen hat. Während die Bildnng der Exine schon 24 Stunden nach der Copulation vollendet ist, nimmt die Fertigstellung der gesammten Hülle noch vier bis sechs Wochen in Anspruch.

Sehr instructiv sind die Vorgänge, die sich bei der Gallertbildung innerhalb der Familien der Conjugaten und Diatomeen abspielen. G. Klebs zeigte, dass diese Gallert-

1) Bot. Ztg. 1888. Sp. 167 u. 178.

2) Bull. de la soc. bot. de France. 1886. p. 330.

massen durch Ausscheidung aus dem Cytoplasma der Zelle hervorgehen.[1]) Paul Hauptfleisch[2]) weist nach, dass die Membran der ausgewachsenen Desmidieen-Zellen in den allermeisten Fällen mit bestimmt angeordneten feinen Porenkanälen versehen ist. Diese Porenkanäle sind durchsetzt von feinen Fädchen, welche einerseits vom Protoplasmaschlauch der Zelle ausgehen, andererseits an der Aussenseite der Poren in kleineren oder grösseren Köpfchen endigen. Diese Fädchen reagiren im Allgemeinen ebenso wie das Protoplasma, meist noch intensiver wie jenes, und können nur als die Zellwand durchsetzende Plasmafäden gelten. Die Gallerthülle, von welcher die Mehrzahl der Desmidieen umgeben ist, bestehen in allen Fällen aus Kappen und Prismen. Dieselben sitzen den Poren der Zellmembran auf und schliessen meist seitlich zu einer continuirlichen Gallertschicht zusammen. Häufig sind die Gallertprismen durchsetzt von Büscheln feiner Fädchen, welche von den Porenknöpfchen ausgehen und bis zur Oberfläche des Gallertprismas sich verfolgen lassen.[3]) Es offenbart sich nach alledem bei den Desmidiaceen eine Beziehung der Gallertmassen zu den Plasmafäden, die an diejenigen Verhältnisse erinnert, die uns bei Bildung der Gallertmassen in den Massulae und den Perinen der Hydropterideen entgegengetreten sind.

Die Wandverdickung der Epidermiszellen.

Im Anschluss an die bei der Entwicklung der Sporen- und Pollenhäute gesammelten Erfahrungen lag es nahe, auch

---

1) Arbeiten des bot. Instituts in Tübingen. Bd. II, p. 368, 379 u. s. w.

2) Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Greifswalder Inaugural-Dissertation. 1888. Sep.-Abdr. aus den „Mittheilungen aus dem Naturwiss. Verein für Neuvorpommern und Rügen“ 1888.

3) Nach der Zusammenstellung bei Hauptfleisch, p. 66 ff.

cutinisirende Membranen vegetativer Zellen in Untersuchung zu ziehen. Wir wollen uns auf die Behandlung einer Anzahl besonders prägnanter Fälle beschränken.

Die Blattepidermis von Ilex Aquifolium hat starke Cuticularschichten aufzuweisen, die sich mit Chlorzinkjodlösung in ihrem inneren Theile rothbraun, in ihrem äusseren Theile gelb färben. Die rothbraunen und die gelben Schichten setzen nach erfolgter Tinction scharf gegen einander ab. Die Cuticula lässt sich hingegen von den äusseren Schichten optisch nicht abgrenzen.[1]) In den Zellen an der Unterseite des Mittelnerven, nur ausnahmsweise an anderen Stellen, ist auch noch eine dünne, sich violett färbende, innere Verdickungsschicht vorhanden. An sehr zarten Schnitten erscheinen die Cuticularschichten radial gestreift. Diese Streifen, die feinen Porenkanälen entsprechen, sind deutlicher in der rothbraunen als in der gelben Schicht.[2]) In Aufsicht zeigt sich die Epidermis der Blattoberseite, in der Richtung des Nervenverlaufs, grob gestreift. Diese Streifen, welche über die Zellgrenzen fortlaufen, erscheinen an Querschnitten als flache Höcker der Cuticularschichten. — An jungen Blättern findet man bereits an der Aussenseite der Epidermiszellen ziemlich starke Verdickungsschichten, die sich aber mit Chlorzinkjodlösung noch violett färben. Durch diese nicht cutinisirten, inneren Wandtheile hindurch wird den äusseren die Substanz zugeführt, welche deren Cutinisirung veranlasst. In dem Maasse, als neue Verdickungsschichten an der Innenseite hinzukommen, wächst auch die Dicke der äusseren, cutinisirten Partien. Dabei stellt man fest, dass die cutinisirenden Verdickungsschichten sich zunächst mit Chlorzinkjodlösung

---

1) Vgl. auch de Bary, Anat. Vergl. Figurenerklärung, p. 82.
2) Vgl. die Abbildung bei Sachs, Lehrbuch. IV. Aufl., p. 35; dieselbe Figur bei de Bary l. c.

rothbraun färben und erst auf einem späteren Entwicklungszustande gelb. An ganz jungen Blättern, welche sich noch um das Vielfache zu vergrössern haben, ist die cutinisirte Aussenschicht sehr dünn und entspricht durchaus dem Wesen einer zarten Cuticula. Doch noch während des stärksten Wachsthums der Blattspreite nimmt die Dicke der cutinisirten Schicht bedeutend zu, und noch bevor dieses Wachsthum vollendet ist, hat die Cutinisirung die ganze Dicke der Aussenwand, bis auf eine innerste, zarte, nicht immer leicht nachweisbare Schicht, ergriffen. So lange die äusseren Cuticularschichten sich noch braun färben lassen, ist es nicht schwer, eine Schichtung in denselben nachzuweisen; weiterhin, wenn sie nur noch gelb in Chlorzinkjodlösung werden, ist dieses sehr schwer. Erwärmt man durch ein fertiges Blatt geführte Querschnitte eine Zeit lang in Kalilauge, ohne letztere aufkochen zu lassen, so ist die Schichtung in den inneren, sich auch im fertigen Zustande braun färbenden Cuticularschichten leicht zu erkennen, während sie in den äusseren nur stellenweise merklich wird. Erst nachdem die Blattspreite ihr Wachsthum vollendet hat, setzt sich die Cutinisirung in den Epidermiszellen auch auf die Seitenwände fort. — An sehr jungen Blättern resistirt die Cuticula nur kurze Zeit der concentrirten Schwefelsäure, ist also nicht sehr stark cutinisirt, wird auch nicht von der concentrirten Schwefelsäure deutlich gebräunt. Rasch nimmt aber, mit fortschreitender Blattentwicklung, ihre Widerstandsfähigkeit gegen concentrirte Schwefelsäure zu und zugleich stellt sich die Braunfärbung durch dieselbe ein. In keinem Falle wollte es gelingen, Holzstoffreaction an den cutinisirten Verdickungsschichten zu erzielen. Mit Fuchsin werden diese Verdickungsschichten ihrer ganzen Masse nach intensiv roth gefärbt. Sie geben auch ausgeprägte Farben-Reactionen, sowohl mit Salpetersäure-Ammoniak als auch mit der Mil-

lon'schen Salzlösung, und zwar gewohntermaassen gelb in dem ersten, roth in dem zweiten Falle.

Bei Cycas revoluta liegt die Sache bekanntlich auch so, dass eine ziemlich starke, cutinisirte Schicht die Epidermis der Blätter fortlaufend deckt, ausserdem jeder Epidermiszelle noch eine starke Verdickungsschicht zukommt, die nach aussen zu von relativ breiten Porenkanälen, die sich am Grunde etwas erweitern, durchsetzt wird. Die Oberfläche wölbt sich über jeder Epidermiszelle ein wenig nach aussen vor: die Cuticularschicht springt, den Scheidewänden entsprechend, nach innen etwas ein. Eine Cuticula lässt sich von der Oberfläche der Cuticularschichten weder optisch, noch chemisch scharf abgrenzen. Eine Schichtung in den Cuticularschichten war nicht objectiv sicher zu stellen; sie verhalten sich so wie die äusseren Cuticularschichten von Ilex aquifolium. Sie werden durch Chlorzinkjodlösung rothbraun tingirt, während die poröse Verdickungsschicht, welche nach innen zu folgt, an völlig ausgewachsenen Blättern sich gelb färbt. Diese innere Schicht ist aber nicht cutinisirt, vielmehr verholzt, wie die prachtvollen Reactionen mit schwefelsaurem Anilin und Schwefelsäure und mit Phloroglucin und Salzsäure zeigen. Die Cuticularschichten geben von Holzstoffreaction auch nicht die Spur. In jüngeren Blättern wird die poröse Innenschicht der Epidermiszellen mit Chlorzinkjodlösung violett gefärbt, entsprechend der Abbildung in Schacht's Pflanzenzelle (l. c. Taf. X, Fig. 13). Die cutinisirten, wie auch die verholzten Membrantheile, geben eine ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak; die Millon'sche Reaction tritt scharf an den cutinisirten Membrantheilen, nur schwach an den verholzten ein, nur die stärker verholzten Theile zeigen sie dort deutlich, so vor allem die Mittellamellen.

An den Blättern von Aloë spirella hat die Aussen-

wand der Epidermiszellen ziemlich starke Cuticularschichten aufzuweisen, die aber an Dicke hinter dem nicht cutinisirten Theile der Wand zurückstehen. Diese Cuticularschichten springen leistenförmig in die Seitenwände ein, ausserdem haben sie meist an ihrer Innenfläche zapfenförmige Vorsprünge aufzuweisen. Trotz dieser Vorsprünge setzt der cutinisirte Theil scharf gegen den nicht cutinisirten ab. Ein solches Verhalten ist sehr instructiv, weil es zeigt, dass die Cutinisirung sich nicht an den Schichtenverlauf zu halten braucht, verschiedene Lamellen durchsetzen kann, trotzdem scharf abgegrenzte Producte liefert. Die Zäpfchen an dem cutinisirten Theile präsentiren sich in Flächenansicht als ungleich starke, unregelmässig vertheilte Punkte. Da diese Zäpfchen ziemlich weit auseinander stehen, so lassen sich auch auf den Querschnitten die violett gefärbten, nicht cutinisirten Membrantheile leicht zwischen dieselben verfolgen. Chlorzinkjodlösung färbt die ganzen Cuticularschichten hier rothbraun; die Cuticula setzt nicht scharf gegen die Cuticularschichten ab, ist auch nicht mit concentrirter Schwefelsäure zu isoliren. Der letzteren widerstehen vielmehr die ganzen cutinisirten Theile, ohne dass auch dann ein lamellöser Bau in denselben sichtbar würde. Ein solcher ist hingegen mit Kalilauge zu erzielen, wie weiterhin noch gemeinsam für die zu behandelnden Aloë-Arten gezeigt werden soll. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Cutinisirung der Aussenwände in der jungen Epidermis sehr rasch fortschreitet und noch während des Flächenwachsthums der Blattspreite erfolgt. Nur eine sehr zarte, innerste, auf Cellulose reagirende Lamelle ist währenddem an der Innenfläche der Cuticularschichten nachzuweisen und erst wenn letztere ihre volle Dicke erreicht haben, findet die Bildung der starken, nicht cutinisirten Verdickungschicht statt. Aus dieser Entwicklungsgeschichte folgt auf das Ueberzeugendste, dass auch hier

bereits cutinisirte Membranen dem Flächenwachsthum des Blattes zu folgen haben, was nur durch Einwanderung neuer Substanzmassen in dieselben möglich ist. Die Bildung der zapfenförmigen Vorsprünge aus der Innenfläche der Cuticularschichten erfolgt ziemlich spät, nachdem die Cellulose-Schichten annähernd ihre volle Stärke erreicht haben. Man möchte fast annehmen, es wäre die die Cutinisirung bedingende Substanz von Porenkanälen aus in die Umgebung eingedrungen, um diese Zäpfchen zu bilden. Diese Annahme wird noch näher gelegt durch die Beobachtungen bei Aloë sulcata, wo die cutinisirten Zäpfchen weit zahlreicher, fast stäbchenförmig gestaltet sind und wesentlich tiefer in die nicht cutinisirten Verdickungsschichten hineinreichen.

Die sehr starken, vielfach beschriebenen Cuticularschichten von Aloë nigricans[1]) färben sich mit Chlorzinkjodlösung weniger dunkel als die Cuticularschichten von Aloë spirella; immerhin an zarten Schnitten noch intensiv genug. Die Cuticula ist auch hier gegen die Cuticularschichten nicht abgesetzt und eine Schichtung der Cuticularschichten nicht zu erkennen. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen, im Bau von denjenigen der Aloë spirella kaum verschieden, zeigen innen und aussen am Spalt Verdickungsleisten, die, wie bekannt, im Querschnitt schnabelförmig vorspringen.[2]) Die oberen Verdickungsleisten werden nun durch die Chlorzinkjodlösung hier auch nur hell, wie die Cuticularschichten, die unteren hingegen rothbraun gefärbt. Eben dieselbe rothbraune Färbung zeigt auch die dünne cutinisirte Schicht, welche die Verdickungsleisten innerhalb des Spaltes verbindet und auch die in eine zarte Cuticula auslaufende Cuticularschicht, welche sich von den unteren Leisten aus

1) Vgl. z. B. das Botanische Practicum, II. Aufl., p. 93, Fig. 40.
2) Vgl. die nämliche Abbildung.

an den Wänden der angrenzenden Epidermiszellen innerhalb der Athemhöhle fortsetzt.

Die Cuticularschichten von Aloë spirella geben sehr schöne Farbenreaction, sowohl mit Salpetersäure-Ammoniak, als auch mit der *Millon'schen* Salzlösung. Bei Aloë nigricans tritt die Rothfärbung mit dem Millon'schen Reagens überhaupt nicht, die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak nur sehr schwach ein. Holzstoff-Reaction war an den Cuticularschichten weder der einen noch der anderen Aloë-Art zu gewinnen.

Aloë verrucosa steht im Bau ihrer Epidermiszellen der Aloë spirella ziemlich nahe, doch mit dem Unterschiede, dass jede Epidermiszelle in ihrer Mitte einen scharf umschriebenen, warzenförmigen Vorsprung besitzt. Mit Chlorzinkjodlösung behandelte Querschnitte zeigen die inneren Cuticularschichten besonders dunkel rothbraun, doch auch die äusseren hinreichend intensiv gefärbt. Die Cuticula erscheint auch an in Wasser untersuchten Querschnitten ziemlich gut gegen die Cuticularschichten abgesetzt und lässt sich hier, bei richtiger Behandlung, durch Kalilauge abheben. Dieser Umstand veranlasst mich, auch auf diese Species hier noch einzugehen. Eine Beschreibung und Abbildung derselben findet sich in der Vergleichenden Anatomie von de Bary.[1]) Wie de Bary angiebt, kann man durch längeres Erwärmen in Kalilauge, am besten auf einem Drahtnetze, Präparate bekommen, welche die Cuticula als dünne, körnig erscheinende Haut von den Cuticularschichten abgehoben zeigen.[2]) Kocht man den Schnitt hierauf in Kalilauge, so treten körnig schleimige Massen aus den Cuticularschichten hervor und auch die Cuticula wird in eine solche Masse verwandelt; schliesslich treten die Epidermiszellen seitlich mehr

1) p. 82. Fig. 25.

2) Fig. 25b.

oder weniger vollständig aus dem Verbande. Die Cuticularschichten der getrennten Epidermiszellen zeigen jetzt deutliche Schichtung und sind durch ausgeprägte radiale Streifung von den inneren Cellulose-Schichten ausgezeichnet. Die inneren Schichten geben demgemäss reine Cellulose-Reaction, die sich in den äusseren Schichten in gelblich schmutzigen Tönen verliert. — Bei Aloë spirella wird bei der nämlichen Behandlungsweise nur an ganz vereinzelten Stellen die Cuticula blasenförmig abgehoben, während dies bei Aloë nigricans überhaupt nicht mehr gelingt. Die übrigen für Aloë verrucosa, beim Kochen in Kalilauge, geschilderten Erscheinungen treten auch bei Aloë spirella und Aloë nigricans ein, wobei die Epidermis der letzteren in den äussersten Cuticularschichten das Cutin weit stärker als in den nachfolgenden festhält. Diese äusserste Lage scheint auch weniger dicht wie die folgenden zu sein, weniger deutlich geschichtet und wie porös. Auffallend ist es, dass im frischen Zustande diese äussersten Schichten gegen die nächstfolgenden nicht abgesetzt sind, während sie sich beim Kochen in Kalilauge so scharf abgrenzen. Die Schichten, aus welchen alles Cutin durch Kochen in Kalilauge entfernt wurde, gelingt es, namentlich mit Jod und Schwefelsäure, violett zu färben. Besonders schön erhielt ich diese Reaction bei Aloë nigricans, wobei die rein blau gefärbten, von Cutin ganz befreiten Verdickungsmassen wiederum scharf gegen die peripherischen, porösen Schichten absetzten, in welchen die Färbung durch schmutzig Blau in Gelb überging.

Bemerkt sei noch, dass bei Behandlung der Cuticularschichten von Aloë-Arten mit Kalilauge, ja selbst bei einem Erwärmen in letzterer, nur eine schwache Gelbfärbung der Cuticularschichten eintritt, welche bei weitem nicht die Intensität derjenigen Gelbfärbung erreicht, die verkorkte Lamellen schon in kalter Kalilauge zu zeigen pflegen.

S a n s e v i e r a   c a r n e a hat eine zarte Cuticula und schwache Cuticularschichten aufzuweisen. Beide zusammen decken als dünne Haut die Epidermis, nur wenig an den Grenzen der einzelnen Zellen sich einfaltend. Man ist zunächst wohl geneigt, die ganze cutinisirte Haut für die Cuticula zu halten, überzeugt sich aber nach längerem Erwärmen in Kalilauge, dass hier zwischen Cuticula und Cuticularschichten zu unterscheiden ist. Am besten gelingt diese Unterscheidung am Blattrande und der Blattoberseite, während an der Blattunterseite die Cuticularschichten äussert schwach sind. So zählt man an der Blattoberseite drei Schichten, eine für die Cuticula, zwei für die Cuticularschichten ab, während man an der Blattunterseite im besten Falle nur zwei Schichten zu unterscheiden vermag. Die Cuticula widersteht der concentrirten Schwefelsäure besser als die Cuticularschichten. Das ganze cutinisirte Häutchen giebt deutlich Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak. Nur die Cuticula, ohne die Cuticularschichten, setzt sich durch den Spalt zwischen den Schliesszellen bis in die Athemhöhle fort. Sie ist deutlich stärker lichtbrechend als die Cuticularschichten. Mit Fuchsin ist eine intensive Färbung der gesammten cutinisirten Hauttheile zu erzielen, ebenso wie auch bei Aloë spirella; während bei Aloë nigricans diese Färbung in nur sehr geringem Grade erfolgt.

Nur Cuticula ohne Cuticularschichten bietet uns, als typisches Object, die Epidermis an den Blättern von I r i s   f l o r e n t i n a dar. Die Epidermiszellen sind auf ihrer Aussenseite stärker verdickt, reagiren aber auch dort in der ganzen Dicke der Wand auf reine Cellulose. Die Cuticula überzieht als feines fortlaufendes Häutchen, ohne alle inneren Vorsprünge, die Epidermis; sie wird mit Chlorzinkjodlösung gelbbraun gefärbt. Es gilt für diese Cuticula in vollem Maasse das, was de Bary als Charakter einer Cuticula hervorhebt:

sie ist weder mechanisch noch optisch zerlegbar in getrennte, den angrenzenden Zellen entsprechende Stücke. Auch ist an derselben eine Schichtung, selbst mit den stärksten und besten Objectiven, nicht nachzuweisen, was als solche erscheinen mag, ist auf optische Effecte, Beugungsphänomene, zurückzuführen. Diese Cuticula setzt sich auf die Schliesszellen fort und durch den Spalt in die Athemhöhle, wo sie die Innenflächen der an die Schliesszellen grenzenden Epidermiszellen deckt. Die beiden im Querschnitt schnabelförmig erscheinenden Leisten am äusseren Spaltrande[1]) sind ihrer ganzen Masse nach cutinisirt; äusserst zart wird die Cuticula innerhalb des Spaltes und in der Athemhöhle, auch an dem schwachen leistenförmigen Vorsprung, den die Schliesszellen an ihrer Innenfläche aufweissen. Verfolgt man die Epidermis nach der Blattkante zu, so findet man an letzterer die Cuticula viel dicker, an ihrer Innenfläche mit rundlichen Höckern besetzt, an den Zellgrenzen deutlich einspringend. Mit Chlorzinkjodlösung nimmt sie hier eine mehr rothbraune Färbung an, was mit ihrer grösseren Dicke zusammenhängt, und es entsteht hier wiederum die Frage, ob man sie ihrer ganzen Dicke nach als Cuticula, oder als eine mit Cuticularschichten combinirte Cuticula aufzufassen hat. Die Celluloseschichten der Epidermiszellen sind auch an den Blattkanten besonders mächtig und geben in ihren äusseren Schichten keine reine Cellulose-Reactionen mehr; zeigen sich dort vielmehr schwach cutinisirt.

Wie die herangezogenen Beispiele lehren, werden die cutinisirenden Partien der Epidermiswände zunächst als Cellulose-Lamellen angelegt und erst weiterhin wandert in diese die Substanz ein, welche die Cutinisirung bedingt. Diese Cutinisirung einer betreffenden Cellulose-Lamelle erfolgt

---

1) Vgl. die Abbildung beispielsweise in Bot. Practicum. II. Aufl. p. 87.

entweder sehr bald nach deren Anlage, so dass man nur einen schmalen Cellulose-Saum an der Innenfläche der cutinisirenden Wandung vorfindet; oder die Cutinisirung findet erst später statt, nachdem die betreffende Lamelle von zahlreichen andern gedeckt wurde, welche somit von der die Cutinisirung bedingenden Substanz durchwandert werden müssen. Da so oft die Bildung der Cuticularschichten während des Wachsthums der betreffenden Pflanzentheile erfolgt, so muss die zur Cutinisirung bestimmte Substanz auch innere Cuticularschichten passiren, um zu den äusseren zu gelangen und deren Flächenwachsthum zu unterhalten. Denn es sprechen in der That bestimmte Thatsachen dafür, dass die älteren Cuticularschichten *nicht einfach gedehnt werden*; so vor Allem die Beobachtung, dass ältere Cuticularschichten um so celluloseärmer werden, je stärker sie in die Fläche gewachsen sind. Es hat also in denselben das Cutin im Verhältniss zur Cellulose bedeutend zugenommen, während bei der Dehnung das Verhältniss beider sich hätte gleich bleiben müssen. Die vielfach nachzuweisenden radialen Streifen, welche die Cuticularschichten durchsetzen, geben die Wege an, auf welchen sich die aus dem Zellinnern auswandernde Substanz nach aussen bewegt. Der Umstand, dass die Cutinisirung sich nicht an bestimmte Schichtencomplexe hält, an den Seitenwänden scharf aufhört, und in Gestalt von Vorsprüngen in die nicht cutinisirten Theile hineinragt, weist auf eine ähnliche formbildende Thätigkeit der die Cutinisirung veranlassenden Substanz hin, wie wir sie bei der Ausgestaltung der Sporen- und Pollenhäute gefunden. Es liegt also anzunehmen nahe, dass es auch hier lebendige Bestandtheile des Zellleibes sind, welche in die Membran einwandern, um deren Cutinisirung zu veranlassen. Dass es jedenfalls nicht Cutin ist, das als solches in die Membran eindringt, geht genugsam aus den zahlreichen Fällen hervor, in welchen das Cutin sich nicht

in Membranschichten nachweisen lässt, solche durchsetzt werden müssen, damit die die Cutinisirung veranlassende Substanz an ihren Bestimmungsort gelange. — Die Cuticula ist mit den Cuticularschichten sehr nahe verwandt und vielfach nicht von letzteren verschieden. Sie stimmt besonders mit solchen Cuticularschichten überein, die stark in die Fläche gewachsen sind. Kochende Kalilauge verwandelt dann diese Cuticularschichten, ganz so wie die Cuticula, in grumöse, zähflüssige Massen, ohne eine zusammenhängende Cellulose-Lamelle zurückzulassen. Die Cuticula wächst eben fortgesetzt durch Einlagerung neuer Cutinmassen und das ursprüngliche Cellulose-Gerüst ist in derselben somit bald bis zur Unkenntlichkeit vertheilt. Eben der Umstand aber, dass die Cuticula kein Cellulose-Gerüst zurücklässt, beweist, dass ihr, während ihres Flächenwachsthums, neue Cellulose-Lamellen von innen aus nicht apponirt werden. Es gelten für dieselbe die nämlichen Gesichtspunkte wie für besonders cutinreiche Cuticularschichten. Demgemäss ist auch die Cuticula kein Ausscheidungsproduct, und wenn sie neu an den Wänden der Schliesszellen entsteht, so kommt sie auch dort durch Einwanderung der die Cutinisirung veranlassenden Substanzen in bestimmte Membrantheile zu Stande. Bei ihrer Einwanderung braucht sie sich auch dort nicht an den Schichtenverlauf zu halten und sammelt sich an einzelnen Stellen in grösseren, an anderen in kleineren Mengen an. Da die Cuticula an den Schliesszellen nur geringe Dehnung erfährt, so lässt sie dort auch, wie ich bei Aloë nigricans feststellte, ein dünnes Cellulose-Skelet nach dem Kochen in Kalilauge zurück. Freilich ist dieses Skelet oft nur sehr unvollkommen erhalten, weil jedenfalls sehr viel Cutin hier in eine äusserst dünne Cellulose-Lamelle eingelagert wurde, um dieselbe möglichst widerstandsfähig zu machen. — Der Umstand, dass die cutinisirten Membrantheile mit dem Alter, somit nachträglich, ihre Tinc-

tionsfähigkeit in Chlorzinkjodlösung noch verändern können, wie wir das vornehmlich bei Ilex aquifolium gesehen, scheint dafür zu sprechen, dass weiterhin noch Veränderungen, vielleicht rein chemischer Art, in der cutinisirten Substanz möglich sind. Vielleicht kommen auch Incrustationen in Betracht, welche verändernd auf die betreffenden Substanzen einwirken; doch bestimmte Anhaltspunkte für das eigentliche Wesen dieser Veränderung vermochte ich nicht zu gewinnen. Dass diese Veränderung Folge einer Dehnung sein sollte, ist für Ilex sicher ausgeschlossen.

Es wird aufgefallen sein, dass ich bisher bei Besprechung der Einwirkung der Reagentien auf cutinisirte Membranen der Eau de Javelle gar nicht Erwähnung that. Es hängt damit zusammen, dass diese Einwirkung hier wenig instructiv ist. Auffallender Weise widerstehen nämlich cutinisirte Membranen der Eau de Javelle sehr gut, unvergleichlich besser als Exinen. Blattquerschnitte von Aloë-Arten, von Ilex, Cycas, Sanseviera, Iris, konnten 24 Stunden lang, und länger, ziemlich unverändert in der Eau de Javelle verweilen und reagirten alsdann gegen Chlorzinkjodlösung nicht wesentlich anders wie zuvor. Die in cutinisirten Membranen und die in Exinen vertretenen Substanzen sind einander sicher nahe verwandt, doch nicht identisch und würde es sich doch vielleicht empfehlen, die Substanzen letzterer Art als Exinin zusammenzufassen und von exinisirten Membranen zu sprechen. Cutin und Exinin mögen übrigens durch Uebergangsglieder verbunden sein und, wie die graduellen Verschiedenheiten der Reactionen zeigen, in zahlreichen Modificationen vorkommen.

Die Construction, welche Berthold von dem Bau der Cuticula entwirft, lässt sich nur schwer mit den Thatsachen in Einklang bringen. Die Cuticula soll nämlich auch, den von Berthold postulirten allgemeinen Symmetrieverhält-

nissen eingelagerter Membranen, die als mittlere, innerste Schicht der benachbarten, als zusammengehörig aufzufassenden plasmatischen Systeme zu betrachten sind[1]), sich fügen. Danach soll die Cuticularlamelle beiderseits von einer dünnen verholzten Membranschicht eingefasst sein und sich oft nachweisen lassen, dass die nach aussen gelegene, verholzte Lamelle noch von einer zarten, nicht verholzten Aussenschicht überzogen sei.[2]) Dadurch wären die erwünschten Symmetrieverhältnisse auch an der Peripherie des Pflanzenkörpers hergestellt. Dazu käme ein hypothetischer, im Allgemeinen nicht direct nachweisbarer, plasmatischer Ueberzug auf der äusseren Seite der Oberhaut[3]), der freilich bald, besonders an den in der Luft befindlichen Pflanzentheilen, der Desorganisation anheimfallen dürfte. Dieser von Berthold entwickelten Construction wird in keinem Falle genügt. Eine der von ihm besonders oft citirten Pflanzen, die seine Auffassung stützen soll, ist Sanseviera carnea.[4]) Bei dieser will er, an der Blattepidermis, die Einfassung der Cuticularlamelle durch zwei verholzte, besonders schön gesehen, und mit Anilinsulfat, sowie mit Phloroglucin und Salzsäure nachgewiesen, zugleich auch noch die Existenz eines äusseren, farblos bleibenden Streifens der Membran festgestellt haben. Wir mussten hingegen constatiren, dass bei Sanseviera carnea eine dünne Cuticula und an deren Innenfläche schwache Cuticularschichten vorhanden sind, und beide wohl die Cutin-Reaction, nicht aber die Spur der erwähnten Holzstoff-Reaction geben.

Aus dem Umstande, dass Substanz in die Cuticularschichten einwandert, um deren Wachsthum zu bewirken,

---

1) Studien über Protoplasmamechanik, p. 15.
2) l. c. p. 40.
3) l. c. p. 42, 43.
4) l. c. p. 40.

erklärt sich uns auch hinlänglich die Thatsache, dass die Cuticula, respective die Cuticularschichten, so oft gefaltet erscheinen. Bei passiver Dehnung derselben wäre das nicht möglich, wohl aber, wenn denselben ein actives Wachsthum zukommt. Dieses active Wachsthum ist auch den Cuticularschichten eigen und so erklärt es sich, dass dieselben. auch wo sie während des Wachsthums eines Organes, wie etwa eines jungen Blattes, in grösserer Stärke ausgebildet werden, dieses Wachsthum nicht hindern.

Die Verdickung der Korkzellen.

Der Bau der Korkzellen und die Suberin-Reactionen sind aus v. Höhnel's[1]) und neuerdings auch Van Wisselingh's[2]) Arbeiten so gut bekannt, dass ich hier weitläufigere Untersuchungen nicht für nöthig hielt. Ich suchte nur einige entwicklungsgeschichtliche Daten für den Gang der Verkorkung zu gewinnen. Als ein mir geeignet scheinendes Object wählte ich Cordyline rubra für diese Untersuchung aus. Die Korkzellen derselben gehören nämlich zu den grösseren ihrer Art und lassen unschwer zwischen je zwei Zellen die fünf von v. Höhnel unterschiedenen Membranschichten erkennen: die verholzte Mittelschicht, die zwei ihr anliegenden Korkschichten, und die nunmehr folgenden Celluloseschichten. Behandelt man zarte Querschnitte mit Chlorzinkjodlösung, so findet man, dass die in der Phellogenzelle auftretende, tangentiale Theilungswand sich zunächst violett färbt. Sie verholzt aber sofort, noch bevor eine secundäre

1) Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Stzber. d. Wien. Akad. math. nat. Cl. Bd. LXXVI, p. 507.

2) Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. 1888. T. XXII, p. 253, Sur la paroi des cellules subéreuses.

Verdickungsschicht ihr apponirt wird. Zugleich mit ihr verholzen auch die Radialwände der neu angelegten Zelle, während deren Aussenwand, d. h. die vorletzt angelegte tangentiale Theilungswand, in diesem Processe schon vorausging. Die secundäre Verdickungsschicht bildet sich nun im Umkreis der ganzen Zelle, und zwar als zarte Lamelle aus, die es mir nicht gelang, violett zu färben, welche vielmehr gleich nach ihrer Anlage Suberin-Reactionen giebt. Nach v. Höhnel sollen die Korklamellen Cellulose enthalten und bei entsprechender Behandlung aus denselben ein Cellulose-Skelet zu gewinnen sein.[1]) Dem widerspricht aber Van Wisselingh,[2]) und in der That muss es mir auch, nach den entwicklungsgeschichtlichen Daten, fraglich erscheinen, ob die als Anlage der Suberinschicht auftretende Membranlamelle wirklich aus Cellulose bestehe. Allem Anschein nach wird bei Cordyline rubra keine weitere verkorkende Lamelle der ersten apponirt, vielmehr wächst die zuerst angelegte, durch Einwanderung der suberinbildenden Substanz, bis zur definitiven, immerhin nur geringen Stärke heran. Hierauf erst folgt die Bildung von neuen Lamellen, die nicht verkorken, in diesem Falle auch nicht verholzen, und die tertiären Verdickungsschichten bilden. — Noch instructiver als mit Chlorzinkjodlösung ist die Behandlung mit Kalilauge. Man stellt hier wieder fest, dass die Mittellamelle verholzt, noch bevor die Bildung der secundären Verdickungsschicht um die Zelle erfolgt; letztere bleibt im ersten Augenblick ihrer Entstehung in Kalilauge farblos, gewinnt aber sehr rasch die Eigenschaft, sich gelbbraun zu färben. Erst nachdem dies geschehen, wird die tertiäre Cellulose-Schicht angelegt.[3]) —

1) l. c. p. 544, 545 etc.

2) l. c. die Zusammenfassung, p. 279.

3) So giebt auch schon Baranetzki an, Ann. de sc. nat. Bot. VII. Sér., Bd. IV, p. 182, dass bei Paulownia imperialis, Hedera Helix,

Die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Rothfärbung mit dem Millon'schen Reagens treten mit dem Augenblicke auf, wo die Verholzung der Scheidewand erfolgte. Diese Reaction zeigt sich nicht an der tertiären Cellulose-Schicht, auch nicht an den unverholzten, an das Periderm grenzenden Rindenzellen.

Dass die verkorkte secundäre Verdickungsschicht der Korkzellen auch aus zahlreichen Lamellen bestehen kann, das zeigt in exquisiter Weise das Periderm von Cytisus Laburnum, wo es in der verkorkten Verdickungsschicht, namentlich der stark verdickten Aussenseite der Zellen, leicht ist, die einzelnen Lamellen zu unterscheiden.[1] Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass auch hier die Verkorkung der neu angelegten Lamellen sehr rasch erfolgt und überhaupt die Dickenzunahme der Wand sehr schnell vor sich geht. Aehnlich, wie wir das bei den cutinisirten Verdickungsschichten von Ilex Aquifolium gefunden, stellt sich hier bei Chlorzinkjod-Behandlung mit dem Alter der Verkorkung ein Farbenwechsel ein, die jüngeren Korkzellwände werden rothbraun, die älteren nur noch gelb gefärbt. Die tertiäre Verdickungsschicht ist dünn und in diesem Falle verholzt, so dass sie eine ähnliche Chlorzinkjod-Reaction wie die Korkschicht giebt, in älteren Korkzellen dunkler wie jene gefärbt erscheint. Mit Salpetersäure und Ammoniak nehmen die Korkzellen hier rothbraune Färbung, mit Salpetersäure allein intensiv gelbbraune Färbung an; eine Rothfärbung mit Millon'schem Reagens war an denselben nicht zu erzielen.

Der Eau de Javelle widerstehen die verkorkten Zellwände weniger gut als die cutinisirten. Nach 24 stündiger

---

Nerium Oleander, die tertiäre Cellulose-Schicht in den Korkzellen, erst nach Verkorkung der secundären Schicht, gebildet wird.

1) Vgl. auch v. Höhnel, l. c. p. 545 und Taf. I, Fig. 5.

Einwirkung war aus den dünnsten Stellen der Schnitte durch das Periderm von Cytisus Laburnum alles Suberin verschwunden, während Cordyline letzteres mit weit grösserer Energie festhielt. Die Korkzellen von Cytisus Laburnum zeigten nach solcher Behandlung besonders deutlich die Schichten; die Dichte der Lamellen hatte in auffallender Weise abgenommen, die tertiäre Schicht war leicht zu unterscheiden.

Wie aus der gegebenen Schilderung folgt, ist die Entscheidung der Frage, ob die Substanzen, welche die Verkorkung bewirken und das Wachsthum der verkorkenden Membranen veranlassen, lebendiger Zellinhalt sind, auf Grund directer Beobachtung nicht zu fällen. Die zur Wahrnehmung gelangenden Erscheinungen können sowohl nach der einen wie nach der anderen Seite hin zu Deutungen verwerthet werden, und wenn etwas auch hier für die Annahme einer vermittelnden Thätigkeit von lebendiger Substanz spricht, so ist es vor Allem die Aehnlichkeit der hier und bei der Cutinisirung entstehenden Producte.

Diese Producte stimmen auch in ihrem eigenthümlichen optischen Verhalten überein. Auf dieses eigenartige Verhalten und die Veränderung, welche dasselbe durch entsprechende Behandlung erfahren kann, gehe ich hier aber nicht ein, da diese Erscheinungen nicht in directen Zusammenhang mit den uns beschäftigenden Problemen zu bringen sind. Ich begnüge mich daher auf die neuerdings publicirte Abhandlung von H. Ambronn über diesen Gegenstand hinzuweisen.[1])

---

1) Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ber. d. deut. bot. Gesell. 1888. p. 226.

Die Verholzung.

Die Verholzung erfolgt, soweit meine Erfahrungen reichen, in ziemlich übereinstimmender Weise, die wir an dem bekannten Beispiel des Kiefernholzes[1] hier verfolgen wollen. Die im *Cambium auftretenden* Scheidewände werden durch Chlorzinkjodlösung violett gefärbt und noch leichter ist diese Färbung an den radialen Wänden in der Cambiumschicht festzustellen, vornehmlich wenn man Material aus alten Stämmen, deren Cambium bekanntlich durch besonders starke Radialwände ausgezeichnet ist, in Untersuchung nimmt. An diesen Radialwänden färbt sich beiderseits das Grenzhäutchen dunkler als die Mittelschicht. In dem Maasse, als die radialen Wände der Cambiumzone sich von der Initialschicht entfernen, werden sie dünner. Die schwächer lichtbrechende, sich mit Chlorzinkjod weniger intensiv färbende Substanz scheint aus ihrem Innern zu schwinden, so dass die beiderseitigen Grenzhäutchen in Berührung treten und schliesslich eine ihrer ganzen Dicke nach gleichmässig das Licht brechende Wand bilden. Nur an den Stellen, wo drei bis vier Zellen aneinander stossen, bleibt von der Mittelsubstanz etwas erhalten. Die Wandung der jungen *Tracheïde* wird zuerst durch Lamellen verdickt, die es wohl besser ist, als primäre Verdickungsschicht noch mit zur primären Wandung zu zählen, da sie weiterhin übereinstimmend mit dieser verändert werden. Dann beginnt die secundäre Verdickung, deren Lamellen sich weiterhin verschieden von den zuerst gebildeten erhalten, und welche die als secundäre Verdickungsschicht unterschiedene Wandverdickung bilden. Sobald die secundäre Verdickungsschicht die primäre zu decken beginnt, fängt letztere an, sich mit Chlorzinkjodlösung schmutzig grün

1) Vgl. hierzu Bau und Wachsthum der Zellhäute, p. 41, dort die Litteratur.

zu färben und geht diese Färbung weiterhin rasch in gelb über. Im Herbstholz erfährt die primäre Wandung, nach Sanio[1]), diese Veränderung sogar noch vor Beginn der secundären Ablagerung, und zwar zunächst in den Ecken, wo die Zwickel liegen. Ich war früher geneigt, diese Zwickel auf die Mittelschicht der Radialwände der Cambiumzellen zurückzuführen, überzeuge mich aber jetzt, dass diese in nur sehr geringem Maasse zu der Substanz der oft sehr stark entwickelten Zwickel beitragen. Es ist vielmehr diejenige Substanz, welche die chemische Umwandlung der primären Tracheïden-Wände bewirkt, die dort, wo drei bis vier Tracheïden aneinander stossen, besonders reichlich einwandert und den Zwickel erzeugt. Die starke Ausbildung der Zwickel erfolgt daher auch erst mit der Verholzung; denn auf eine solche kommt es thatsächlich hier heraus. Man hat früher diese primären Wände und Zwickel für cutinisirt gehalten, weil sie sich gegen Reagentien nicht unwesentlich resistenter als die verholzten secundären Verdickungsschichten zeigen, doch hat bereits v. Höhnel nachgewiesen, dass es sich hier nur um eine besonders hochgradige Verholzung handelt.[2]) In der That geben die primären Wände die Holzstoff-Reaction mit Anilinsulfat und mit Phloroglucin-Salzsäure noch bedeutend intensiver wie die secundären Verdickungsschichten. — Die secundäre Verdickungschicht wird in zahlreichen, sehr dünnen Lamellen apponirt, welche rasch auf einander folgen.[3]) Die jeweilig innerste Lamelle erscheint stärker lichtbrechend und bildet so das Grenzhäutchen. Wie man vornehmlich an den Chlorzinkjod-Prä-

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IX, p. 66.

2) Oesterr. bot. Zeitschrift, Jahrgang 1878, Nr. 3, und Stzber. d. Wien. Akad. der Wiss. math. naturwiss. Cl. Bd. LXXVI. 1877. p. 686 u. a. a. O.

3) Vgl. dagegen Russow, Bot. Centralbl. 1883. Bd. XIII. p. 36

paraten feststellen kann, beginnt die Verholzung der secundären Verdickungsschicht erst, wenn letztere ihre volle Ausbildung erreicht hat. Sie stellt sich zunächst auch meist in den Ecken ein und breitet sich von da über die übrige Wand aus; an der dem Stamminnern zugekehrten Wand ist sie meist etwas weiter als an der entgegengesetzten gediehen. Die älteren Lamellen verholzen vor den inneren, doch schreitet der ganze Vorgang rasch nach dem Innern zu fort. Den optischen Erscheinungen nach zu urtheilen, gewinnt die secundäre Verdickungsschicht durch die Verholzung wesentlich an Dichte, während eine merkliche Dickenzunahme der Wand *nicht festzustellen ist.* Von Bedeutung ist jedenfalls der Umstand, dass auch die Verholzung, ähnlich wie die Cutinisirung, sich in ihrem Fortschreiten an den Lamellenverlauf nicht zu halten braucht. Denn wenn hier auch schliesslich gewisse Lamellencomplexe ganz verholzen, so sehen wir doch die Verholzung von bestimmten Stellen des Complexes aus sich über denselben seitlich verbreiten. Das ist aber auch leichter unter der Annahme einer Substanzeinwanderung zu begreifen, als etwa unter der Voraussetzung, dass die Lamellen mit dem Alter auf rein chemischem Wege, unter dem Einfluss bestimmter, schon eingeleiteter Prozesse verändert würden. Auf die secundäre Verdickungsschicht folgt noch die Anlage der sogenannten tertiären. Dieselbe sticht freilich oft nicht merklich von der secundären Verdickungsschicht ab[1]), ist aber in anderen Fällen, so namentlich in den Herbsttracheïden, zu einem deutlich abgegrenzten Häutchen entwickelt. Bei der Bildung dieser innersten Verdickungsschicht schwindet der Primordialschlauch der Tracheïde. Die Hautschicht desselben geht in der Bildung der letzten Cellulose-Lamelle auf, geringe Reste des Körnerplasma bleiben

1) Vgl. auch Russow, Separat-Abdruck aus der neuen Dörptschen Zeitung. 1881. p. 28.

als isolirte Körnchen an der Zellwand haften. Die tertiäre Verdickungsschicht verholzt für gewöhnlich und zwar noch bei lebendigem Zellleib, ja sie ist oft stärker als die secundäre Verdickungsschicht verholzt, in manchen Fällen bleibt sie hingegen unverholzt, so dass man sie an einzelnen Stellen des alten Holzes mit Chlorzinkjodlösung violett färben kann. Dass eine solche unverholzt gebliebene tertiäre Verdickungsschicht nachträglich noch sollte verholzen können, möchte ich nicht ohne Weiteres annehmen, da die angeführten Gründe darauf hinweisen, dass auch die Verholzung unter dem Einfluss des lebendigen Zellleibes erfolgt. Die chemische Natur einer solchen Zellwand mag aber thatsächlich durch spätere Infiltrationen noch mehr oder weniger verändert werden, wie sich der Splint auch nachträglich verändert, wenn er zum Kernholz wird, wohl vornehmlich unter dem Einfluss von Stoffen, die aus den im Absterben begriffenen Markstrahlzellen sich verbreiten. Dass in den Tracheïden vielfach die tertiäre Verdickungsschicht unverholzt bleibt, mag eben damit zusammen hängen, dass auf deren Bildung das Absterben des Zellinhalts zu rasch folgte, die Zeit zu deren Verholzung unter dem Einfluss lebendiger Substanz somit fehlte.

Die verholzten Zellen geben sowohl die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak, wie die Rothfärbung mit Millon'schem Salze. Die Intensität dieser Reaction ist je nach dem einzelnem Falle verschieden und kann im Holze mit sogenannter differenzirter Verdickung[1]) eine sehr bedeutende werden. Im Basttheil ist die Reaction im Allgemeinen nur schwach, am schwächsten im Cambium. Je leichter und intensiver die Blaufärbung der betreffenden Theile mit Chlorzinkjod erfolgt, um so weniger tritt die Millon'sche und die Salpetersäure-Ammoniak-Reaction hervor.

---

1) Vgl. Zellhautbuch, p. 55.

Behandelt man die Pinus-Schnitte etwa 24 Stunden lang mit Eau de Javelle, so sind die Holzsubstanzen aus den Zellwänden fast vollständig entfernt. Mit Chlorzinkjodlösung wird an solchen Schnitten das ganze Cambium schön violett gefärbt und weil der Inhalt aus den Zellen gleichzeitig herausgelöst wurde, so erscheinen solche Präparate auch besonders für das Studium der Tüpfel-Entwicklung geeignet. Die zuvor verholzten Elemente werden auch jetzt durch Chlorzinkjodlösung gelbbraun, doch wenig intensiv gefärbt, eine Gelbfärbung mit Anilinsulfat ist aber nur in schwachem Maasse und so auch nur schwache oder überhaupt keine Violettfärbung mit Phloroglucin-Salzsäure zu erzielen. Salpetersäure-Ammoniak und Millon's Salz rufen jetzt auch nur wenig intensive und zwar annähernd übereinstimmende gelbe Tinctionen hervor. In dem Siebtheile färben sich mit Chlorzinkjodlösung jetzt alle Elemente violett und zwar mit bedeutender Intensität; es fällt zugleich auf, dass die innerste zarte Verdickungsschicht der Gerbstoff und Krystalle führenden Schläuche verkorkt ist: sie verhält sich durchaus übereinstimmend mit den verkorkten Lamellen der weiter nach aussen folgenden Peridermblätter. Bei Cordyline rubra werden, wie bei diesem Anlass bemerkt sei, die Holzsubstanzen so vollständig aus den Gefässbündeln und dem secundären Grundgewebe entfernt, dass alle Elemente derselben mit Chlorzinkjodlösung violette Färbung annehmen. Durch die Entfernung der Holzsubstanzen aus den primären Wänden der Korkzellen wird bei Cordyline stellenweise deren Violettfärbung ebenfalls ermöglicht. Dieselbe Entfernung der Holzsubstanzen aus den primären Wänden der Korkzellen hat bei Cytisus Laburnum zur Folge, dass sich die Zellen innerhalb der primären Wände von einander trennen.

Nach der gegebenen Schilderung kann somit als wahrscheinlich gelten, dass auch der Vorgang der Verholzung

durch lebendige Substanz bewirkt wird, die in die Membran eindringt, um dort die Holzstoffe zu liefern. Wie bei der Cutinisirung, lässt sich dann auch hier noch das Argument ins Feld führen, dass die Substanzen, welche die Verholzung bedingen, kaum als solche in die Membran eintreten können, da während der Verholzung äusserer Membranschichten, innere, welche durchsetzt werden müssen, keinen Holzstoff aufweisen.

Der lamellöse Bau, die Schichtung und Streifung der Membranen.

Für das Dickenwachsthum geschichteter Zellmembranen durch Anlagerung neuer Membranlamellen glaube ich in meinem Zellhautbuche zahlreiches Beweismaterial bereits beigebracht zu haben. Auf experimentellem Wege ist in letzter Zeit das gleiche Wachsthum von G. Klebs[1]) und Fr. Noll[2]) durch eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte und an fertigen Bastzellen auch von G. Krabbe[3]) sicher gestellt worden. Fr. Noll konnte an den durchsichtigen Zellschläuchen von Derbesia und Bryopsis durch directe Messungen ausserdem nachweisen, dass eine nachträgliche Verdickung älterer Membrantheile bei diesen Pflanzen nicht stattfindet.[4]) Die fertiggestellten Membranlamellen ausgewachsener Theile des Körpers nehmen dort an Dicke nicht zu; an Orten ausgiebiger Streckung ist hingegen ein Dünner-

1) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, Unters. a. d. Bot. Instit. in Tübingen. Bd. II, p. 373.

2) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesell. Bd. XV.

3) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII, p. 346.

4) l. c. p. 136.

werden der Membran sogar zu constatiren. Eine Verdickung durch Intussusception ist auf Grund dieser Versuche, für die angeführten Pflanzen. nach Noll, somit ausgeschlossen und auch für deren Verlängerung ist die Intussusception höchst unwahrscheinlich gemacht.[1]) Nur die Annahme, „dass eine innere, dünnste Lamelle durch Intussusception wachse und der, diese Dicke jeweilig überschreitende äussere Theil aufhöre zu wachsen, ist noch nicht ausgeschlossen, wird aber durch die directen Beobachtungen an den Vegetationspunkten lebender Derbesien und Bryopsis nicht bestätigt."[2])

Ich habe die schön geschichteten Membranen älterer Körpertheile von Bryopsis plumosa und von Derbesia Lamourouxii auf zarten Querschnitten mit Reagentien behandelt und auch auf solchem Wege keine Reactionen erhalten können, die Anhaltspunkte für die Annahme einer nachträglichen Substanzeinwanderung in die einmal angelegten Membranlamellen gewährt hätten. Dieses Ergebniss stimmt somit gut zu den directen Resultaten der Messung. Bryopsis war dabei mit Chlorzinkjodlösung schön blau zu färben, während die Membran von Derbesia farblos blieb.

Um nunmehr auf die Untersuchungen von Krabbe einzugehen, so haben dieselben zunächst, in Uebereinstimmung mit Dippel's[3]) und meinen[4]) älteren Behauptungen ergeben, dass wo immer zwei Streifensysteme in der Membran einer Bastzelle vorhanden sind, dieselben auch verschiedenen Schichten angehören, und dass eine Kreuzung in derselben Schicht, wie sie von Naegeli angenommen und theoretisch verwerthet wurde, nicht stattfindet.[5]) In Uebereinstimmung mit meinen

1) l. c. p. 137.
2) l. c. p. 139.
3) Abh. d. Senckenb. Gesell. Bd. XI. 1879. p. 154 ff.
4) Zellhäute, p. 64 ff.
5) Krabbe, l. c. p. 354 ff.

älteren Angaben findet Krabbe[1]), dass die Verdickung der Sklerenchymfasern, die Krabbe als Bastzellen bezeichnet, durch Apposition successive aus dem Protoplasma neu gebildeter Lamellen vor sich geht, und dass die sich aus irgend welchen Ursachen gegen einander absetzenden Schichten einer Zellwand aus solchen Lamellen bestehen. Das gilt auch für ganz homogen erscheinende Schichten, die aus einer Mehrzahl auf einander gelagerter Lamellen hervorgegangen sein können. Die Vereinigung der Lamellen ist alsdann eben eine so innige, dass sie nicht mehr als solche unterschieden werden können. Besonders instructiv und beweisend sind die Membranverdickungen, welche ältere, local erweiterte Sklerenchymfasern der Asclepiadeen und Apocyneen aufweisen.[2]) Da sieht man oft nach einander gebildete Membranlamellen durch deutliche Zwischenräume von einander getrennt, so dass sie unmöglich durch Differenzirung und ebenso wenig durch Intussusceptionswachsthum aus einander hervorgegangen sein können. Bei Euphorbia palustris ist in den Enden älterer Sklerenchymfasern stets eine grössere oder geringere Anzahl durch Zwischenräume getrennter Membrankappen, die sich weiter ab- respective aufwärts vereinigen und in ihrer Gesammtheit die Verdickungsschichten der Wand bilden, zu sehen. In diesem Falle ist auch sicher zu constatiren, dass ein nachträgliches Intussusceptionswachsthum der angelegten Membranlamellen nicht stattfindet. Denn diese Lamellen sind unter einander gleich dick, ihre Dicke nimmt nach aussen nicht ab und auch an den Seitenwänden, wo sie vereinigt sind, nicht zu. Dort aber, wo die Lamellen sich berühren und durch Zwischenräume von dem Cytoplasma der Zelle nicht getrennt sind, wären die Bedingungen für ein nachträgliches Wachsthum jedenfalls gegeben.

1) l. c. p. 369 ff. Zusammenstellung p. 379.

2) l. c. p. 385 ff.

Während aber Krabbe hiermit zu dem Resultate gelangt, dass die Sklerenchymfaserwände durch Apposition neuer Membranlamellen an Dicke zunehmen, und dass die gebildeten Lamellen nicht weiter in die Dicke wachsen, dass hier somit Intussusceptionswachsthum nicht vorliegt, spricht er sich ebenso entschieden dahin aus, dass die localen Erweiterungen, die nachträglich verschiedene Bastzellen erfahren, ohne die Annahme eines Intussusceptionswachsthums nicht zu erklären seien. Bei der Ausbildung solcher localer Erweiterungen handelt es sich um Flächenwachsthum, welches, wie Krabbe zu zeigen sucht, sich auf einfache Dehnung nicht zurückführen lasse.[1]) Man sei vielmehr zu der Annahme eines activen, mit Substanzeinlagerung verbundenen Wachsthums gezwungen, wobei es aber unentschieden bleiben mag, in welcher Weise dieses Wachsthum vom Protoplasma aus angeregt und beeinflusst werde. Läge einfache Dehnung vor, so müssten die Zellwände dem Maasse ihrer Dehnung entsprechend dünner werden, was nicht der Fall ist. Wie man sich aber die Art und Weise der Einlagerung zu denken habe, zieht Krabbe vor, nicht zu erörtern. Nur was das Wachsthumsmaterial betrifft, sei wohl mit Bestimmtheit anzunehmen, *dass es sich hierbei nicht um directe Spaltungsproducte des Protoplasmas, sondern nur um Lösungen handeln könne*; denn bis das Wachsthumsmaterial an seinen Verbrauchsort gelangt, muss es eine Anzahl von Cellulosehäuten passiren und das ist wohl nur möglich, wenn es sich im gelösten Zustande befindet.[2]) Krabbe hält daraufhin die Thatsache der Intussusception über allen Zweifel festgestellt, wogegen G. Klebs in einem Referat der Botanischen Zeitung[3]) Einwände erhebt. G. Klebs meint, dass Intussus-

1) l. c. p. 390 ff.
2) l. c. p. 401.
3) 1888. Sp. 369.

ceptionswachsthum hier schliesslich möglich ist, aber nicht zwingend bewiesen. Es sei nicht einzusehen, warum nicht das Protoplasma an den Stellen die Zellwand dehnbarer machen sollte durch eine chemische Wirkung. Jedenfalls sei eine solche Annahme erlaubt und wenn damit auch vorläufig wenig erklärt ist, so muss man sie doch im Auge behalten da auch in anderen Fällen manches für sie spricht. Jedenfalls sei die Richtigkeit derselben in vorliegendem Falle nicht ausgeschlossen und von einem zwingenden Beweisfall für das Intussusceptionswachsthum könne nicht die Rede sein. — Krabbe glaubt freilich, solche Einwände bereits ausgeschlossen zu haben.[1]) Hier eine Dehnung ohne Volumenabnahme, etwa durch Auseinanderrücken der Molecule anzunehmen, wäre, meint er, unphysikalisch, auch würden diese unmöglichen Annahmen Dichtigkeitsänderungen verlangen, die nicht zu beobachten sind. Aus letzterem Grunde sei auch nicht der Vorgang auf Aenderung in der Quellungsfähigkeit der Cellulose, somit ihres Wassergehaltes zurückzuführen. Auch könne man an eine Aenderung der Dehnbarkeit der in Betracht kommenden Membranstellen unter dem Einflusse bestimmter Ausscheidungen aus dem Protoplasma denken, doch seien das alles Processe, über deren Vorhandensein oder Nichtvorhandensein man direct oder indirect Aufschlüsse zu gewinnen im Stande sei. Nach Krabbe's Erfahrungen sollen sich Aenderungen in der Festigkeit local erweiterter Sklerenchymfasern erst in sehr alten Stadien bemerkbar machen, wenn das Protoplasma bereits abzusterben beginnt. Dann pflegt nämlich bei Dehnungen ein leichteres Zerreissen einzutreten, jedoch nicht an den Erweiterungen, sondern stets an den dünn gebliebenen Regionen.[2])

1) l. c. p. 400.
2) l. c. p. 401.

Die Spiralstreifung der Schichten in den Sklernechymfasern führt Krabbe auf eine nachträgliche Differenzirung homogener Häute zurück.[1]) Diese Häute sollen zunächst keinerlei Structur erkennen lassen, wie man sie auch immer behandeln mag. Im Uebrigen nimmt Krabbe, übereinstimmend mit Dippel's und meinen Angaben an, dass in den in Betracht kommenden Flächen Schraubenbänder vorliegen, die durch mehr oder weniger deutliche Contactflächen von einander getrennt werden, und nicht abwechselnd substanzärmere und substanzreichere Schichten, respective Spiralstreifen, im Sinne Nägeli's. Die Zeit, in welcher die Differenzirung in Streifen erfolgt, soll früher oder später eintreten und nicht unbedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen sein. In den Sklerenchymfasern des Oleanders kann es vorkommen, dass die zweite Schicht bereits deutliche Spiralstreifung besitzt, während die innerste, ungestreifte Schicht erst in einer Lamelle vorhanden ist; aber es giebt auch Fälle, wo die innerste ungestreifte Schicht schon in beträchtlicher Dicke vorhanden ist, während die zweite Schicht noch nichts von einer Spiralstreifung zeigt. Ausser der Spiralstreifung beobachtet Krabbe auch noch eine „Querlamellirung" in den Wänden der Sklerenchymfasern[2]), die nicht durch Contactflächen zu Stande kommt, sondern auf wirklicher Substanzverschiedenheit der Cellulose beruht. Bei der Flächenansicht einer Zelle treten die fraglichen Lamellen als hellglänzende Linien von messbarer Dicke in der Zellwand hervor, sie brechen also das Licht stärker und sind demnach substanzreicher als die Grundmasse der Zellwand. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass auch diese Querlamellirung, wie die Spiralstreifung, erst das Pro-

---

1) l. c. p. 405.
2) l. c. p. 409.

duct späterer Differenzirungsvorgänge ist; denn sie kommt erst in einem bestimmten Entwicklungszustande der Zellen zum Vorschein. Sind die Zellen alt genug, dann zeigt jede Schicht Querlamellirung. Eine eigenthümliche Erscheinung ist, dass diese Querlamellen der Membranschichten mit dem Alter der Zellen allmählich wieder verschwinden, und zwar mit Rücksicht auf die einzelnen Membranschichten genau in der Reihenfolge wie sie entstanden sind, also in der Reihenfolge von aussen nach innen. Da die Querlamellirung auch an den Erweiterungen im Schwinden ist, oder fehlt, so kann sie nicht auf Rissen beruhen, denn diese könnten unter solchen Umständen nur deutlicher werden.

Am Schluss seiner Untersuchungen hebt Krabbe zunächst hervor, dieselben hätten das wichtige Resultat ergeben, dass die nachträgliche Veränderung einer Cellulosehaut nicht blos auf passiver Dehnung, Einlagerung heterogener Substanzen, oder auf Modificationen in der Quellung beruhe. So lange die Zellen noch Protoplasma führen, seien auch ihre Cellulosehäute Aenderungen unterworfen, die zum Theil wenigstens nur durch nachträgliche, innere Differenzirungsprozesse, oder Einlagerung gleichartiger Substanz, zu erklären sind. Damit lässt sich auch eine Betheiligung der Intussusception an der Dickenzunahme der Zellwände a priori nicht in Abrede stellen. Es wäre, meint Krabbe, auch mehr als sonderbar, wenn eine Substanz, wie die Cellulose, die für eine grosse Anzahl heterogener Substanzen in ihrem Inneren Platz hat, ihren eigenen Molecülen stets den Eintritt verweigern sollte. Apposition und Intussusception könnten sehr wohl gleichzeitig stattfinden. Krabbe möchte, auf Grund seiner Untersuchungen, noch einen dritten Process annehmen, der seiner Meinung nach in keiner Beziehung weder zur Apposition, noch zur Intussusception steht, dies sei die Neubildung einer Cellulosehaut, ein Vorgang, der ohne directe Mit-

wirkung des lebenden Protoplasma nicht zu erklären ist.[1]) Wieso Krabbe sich veranlasst sieht, diesen Vorgang als einen neuen Process hinznstellen, ist mir ebenso wenig wie G. Klebs[2]) verständlich. Scheint es mir doch, dass Schmitz[3]) sowohl als ich, den lamellösen Bau der Zellwände aus der Neubildung von Celluloselamellen aus Plasmahäutchen bereits abgeleitet haben.

Ich nahm Veranlassung, die von Krabbe geschilderten Verhältnisse nachzuuntersuchen und kann die thatsächlichen Angaben seiner Arbeit nur bestätigen. Nerium Oleander, Asclepias Cornuti, Linum usitatissimum, Euphorbia palustris und Urtica dioica dienten mir zur Beobachtung, ausserdem noch Vinca major. Bei den Gesichtspunkten, die mich leiteten, war es von Bedeutung, auch die mikrochemische Reaction eingehender, als dies von Krabbe geschah, in Betracht zu ziehen. Zahlreiche, möglichst genaue Abbildungen von Membranlamellen, die zu Messungen verwendet wurden, führten auch mich zu der Ueberzeugung, dass ein nachträgliches Dickenwachsthum derselben hier nicht stattfinde. Sehr instructiv sind in dieser Beziehung die getrennten Lamellen an den Enden der Sklerenchymfasern von Euphorbia palustris und der local erweiterten Stellen in den Sklerenchymfasern von Nerium Oleander. Für diese Lamellen kommt die Annahme eines Intussusceptionswachsthums nicht in Betracht. Damit deckt sich gut, dass alle die angeführten Sklerenchymfaserwände dauernd typische Cellulose-Reaction behalten und nicht die Spur der an das Verhalten von Proteïnsubstanzen erinnernden Reactionen aufweisen. Solche Reactionen treten uns hingegen gleichzeitig an den verholzten Elementen der-

1) l. c. p. 412.

2) Bot. Ztg. 1888, Sp. 371.

3) Stzber. d. Niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 6. Dec. 1880.

selben Präparate entgegen, besonders prägnant beispielsweise bei Urtica dioica. Die mikrochemischen Reactionen geben somit auch keine Anhaltspunkte für die Annahme einer Substanzeinwanderung für die der Messung unterworfenen Lamellen. Nun zeigte aber Krabbe, dass bei den localen Erweiterungen, welche ältere Sklerenchymfasern, besonders schön diejenigen von Nerium Oleander, erfahren, die Zellwände nicht entsprechend dünner werden, und sprach sich dahin aus, dass diese Erscheinung ohne Annahme von Intussusceptionswachsthum gar nicht zu erklären sei. Eine Substanzzunahme innerhalb der Lamellen muss in der That an den Stellen localer Erweiterung angenommen werden, denn nichts weist auf eine Abnahme der Dichte in diesen Lamellen hin. Es lag nun nahe, zunächst zu prüfen, ob nicht auf mikrochemischen Wege eine Substanzeinwanderung in die Wandung dort sich würde nachweisen lassen. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Die Wände an den erweiterten Stellen reagiren, sowohl im fertigen Zustande, als auch während der Ausbildung der Erweiterung, ebenso wie an anderen Orten. Da nun, nach den Ergebnissen der Untersuchung, eine Substanzeinwanderung an den Stellen der Erweiterung in die Membrantheile angenommen *werden muss, so frägt es sich, warum der mikrochemische* Nachweis dieser Einwanderung hier nicht gelingt. Das hängt jedenfalls damit zusammen, dass das Product der Einwanderung Cellulose ist. Auch in anderen Fällen spricht ja Alles dafür, dass es nicht das in die Membranen eingewanderte lebendige Plasma ist, sondern dessen Producte, welche wir mikrochemisch nachweisen. Das geht ja schon aus dem Umstande hervor, dass die wachsenden Membranen bereits vielfach mit den fertigen in ihren Reactionen übereinstimmen, während wir doch nur in ersteren lebendiges Cytoplasma annehmen können. Auch haben wir ja zahlreiche Beispiele

kennen gelernt, in welchen eine innere Membranschicht von bestimmter Substanz durchwandert werden muss, damit die Ernährung einer äusseren Membranschicht erfolge, diese Substanzen aber in der inneren Schicht mikrochemisch nicht nachzuweisen sind, weil sie eben dieselbe als lebendiges Cytoplasma durchsetzen und erst innerhalb der äusseren Membranschicht, in ihren Producten, nachweisbar werden. Auch in den anderen Fällen ist es somit nicht das lebendige Cytoplasma, respective die hyaloplasmatischen Bestandtheile desselben, dessen Nachweis in der wachsenden Membran uns gelingt. Es könnte daher sehr wohl auch in den wachsenden Stellen der localen Erweiterungen der Sklernechymfasern, Hyaloplasma sein, das in die zu ernährende Membran eindringt, ohne als solches durch die angewandten Mittel nachgewiesen zu werden und ohne in diesem Falle auch in seinen Producten sich kenntlich zu machen, weil diese Cellulose sind. Freilich bleibt hier aber auch die andere Möglichkeit offen, nämlich die Annahme einer Ernährung der Membran durch aus dem Cytoplasma ausgeschiedene, in die Membran eintretende Cellulose. Neue, specifische Structuren können, meiner Ueberzeugung nach, nur unter Betheiligung lebendiger Substanzen entstehen; hier aber, wo es sich nicht um Ausbildung neuer derartiger Structuren, sondern nur um Massenzunahme handelt, wäre letztere nach Art von Incrustationen, unter Aufnahme gleichwerthiger Substanz, wohl möglich. Dass bei Anlage neuer Scheidewände und neuer Membranlamellen Cytoplasmaplatten es sind. die sich direct in Cellulose verwandeln, haben wir genugsam erfahren; somit hätte auch der Process einer Bildung neuer Cellulosetheilchen aus eingewandertem Cytoplasma in schon angelegten Membranen zunächst mehr thatsächliche Stützen, als die Annahme einer directen Cellulose-Ausscheidung. Immerhin

könnten beide Vorgänge neben einander bestehen. Krabbe[1]) meint, „es wäre mehr als sonderbar, wenn eine Substanz wie die Cellulose, die für eine grosse Anzahl heterogener Substanzen in ihrem Innern Platz hat, ihren eigenen Molecülen stets den Eintritt verweigern sollte.“ Wollen wir eine Ausscheidung von Cellulose in flüssiger Form aus dem Cytoplasma und die Bildung fester Cellulosemolecüle aus derselben im Innern der Membranen annehmen, so wäre in der That auch ein Wachsthum derselben im Krabbe'schen Sinne möglich.

Specifische Structuren, wie sie etwa Sporen- und Pollenhäute aufweisen, können wir nur unter Betheiligung der lebendigen Substanz, welche die Trägerin der erblichen Eigenschaften ist, entstanden denken; wenn somit nachträgliche Structurveränderung ohne Betheiligung der lebendigen Substanz in den Sklerenchymfaser-Wänden sich abspielen sollten, so müssten dieselben rein physikaliche Ursachen haben. Zunächst sei hervorgehoben, dass die von Krabbe angeführten Thatsachen richtig sind. Die Verdickungsschichten der in Betracht kommenden Sklerenchymfasern erscheinen zunächst im Querschnitt wie in der Flächenansicht homogen, und hierauf erst bildet sich die Spiralstreifung (um bei dieser zunächst zu bleiben) durch Auftreten von Grenzflächen aus. Sollte diese Spiralstructur ganz unabhängig vom Cytoplasma sich differenzirt haben? Das nimmt Krabbe selbst nicht an, er hebt vielmehr hervor: wie jede der vom Protoplasma erzeugten Cellulosehäute eine individuelle Einheit bilde „die sich auch im Charakter der später eintretenden Differenzirungsvorgänge zu erkennen giebt.“ Auch fügt er hinzu, dass zwischen der Bildung einer rechts gestreiften und links gestreiften Schicht der Protoplasmakörper eine ziemlich tief-

1) l. c. p. 411.

gehende Veränderung, resp. Umstimmung erfahren haben muss.[1]) Die Spiralstreifung sei aber trotzdem das Resultat später eintretender Differenzirungsvorgänge. Hieran ändert sich nichts, meint Krabbe, auch wenn man annehme, dass die constituirenden Theilchen einer Membran bereits bei der Anlage der letzteren eine Anordnung in spiralig verlaufende Reihen bekommen. Denn immerhin seien spätere Differenzirungsvorgänge erforderlich, damit aus diesen Molecularreihen einzelne Schraubenbänder entstehen, die durch mehr oder weniger deutliche Contactflächen von einander getrennt sind.[2]) Ich meinerseits meine nun, dass wenn die von Krabbe statuirte Structur der Membranschichten bei der Anlage hier angenommen wird, weiterhin rein mechanische Vorgänge, wie etwa Volumenabnahme durch Wasserverlust, die Ausbildung von Trennungsflächen und somit der sichtbaren Structur zur Folge haben könnte. Ich erlaube mir, daran zu erinnern, dass ich seiner Zeit nachweisen konnte, dass eine ganz ähnliche Streifung, wie die hier für die Sklerenchymfasern in Betracht kommende, innerhalb der Tracheïden des Kiefernholzes sich bereits in der Anordnung der Körnchen des Primordialschlauches zu erkennen giebt.[3]) In den Tracheïden-Wänden des Coniferenholzes ist also die Streifung sicher auf das Verhalten des Cytoplasma bei der Membranbildung zurückzuführen. In den Sklerenchymfasern dürfte es auch nicht anders sein. Dass die in der Membran angelegten Structuren hier aber erst auf späteren Zuständen sichtbar werden, ist jedenfalls sehr instructiv und ergänzt in werthvoller Weise die von mir gesammelten Erfahrungen. — Die Querlamellirung, die nachträglich in den Membranen der Sklerenchymfasern sich einstellt, könnte andererseits ver-

1) l. c. p. 414.
2) l. c. p. 405.
3) Zellhautbuch, p. 51, und Taf. III, Fig. 25, 26.

anlasst werden durch das Vorhandensein von Stellen abweichender Dichte, die schon bei der Anlage verschieden, erst in Folge weiterer Veränderung, etwa stärkerer Incrustationen, ihre Verschiedenheit optisch offenbaren. Möglich übrigens, dass die Ursache dieser Querlamellirug auch eine völlig andere ist. In einem Präparat mit älteren Sklerenchymfasern, das ich der Einwirkung von Salpetersäure-Ammoniak ausgesetzt hatte, waren nämlich die queren Streifen durch das Reagens nicht unwesentlich verstärkt worden und liessen nun zum Theil deutlich erkennen, dass sie einer schwachen Einfaltung der Membranlamellen, die sich quer durch die ganze Dicke der Waud sogar fortsetzen kann, ihre Entstehung verdanken. Eine durch das Dickenwachsthum bedingte, vielleicht nur zeitweise Verkürzung älterer Gewebetheile könnte somit die in Betracht kommende Querstreifung zur Folge haben.

Bei der Kappenbildung in den localen Erweiterungen der Sklerenchymfasern wird, wie Krabbe gezeigt hat, vielfach Cytoplasma zwischen den aufeinander folgenden Membrankappen eingeschlossen. Daraus folgt, dass in solchen Fällen es nicht die äusserste Protoplasmaschicht sein konnte, welche die Membranlamelle erzeugte.[1]) Diese Erscheinung ist ganz instructiv, schliesst im Uebrigen durchaus an die bei jeder Zelltheilung, Vielzellbildung und freien Zellbildung zu beobachtenden Vorgänge an: denn auch dort liegen die neu gebildeten Membranen innerhalb des Plasmakörpers. Krabbe hebt auch hervor, dass die genannte, in den Sklerenchymfasern beobachtete Erscheinung beweise, „dass während der successiven Ausbildung der einzelnen Kappen keine Contraction des Plasmakörpers stattfindet, wie es bei der Pollenbildung und in anderen Fällen zu geschehen pflegt.“[2]) Dazu

1) Krabbe, l. c. p. 418.

2) Ebendas.

muss ich bemerken, dass die Angaben über Contractionen bei der Pollenhautbildung, und in anderen dergleichen Fällen, unzutreffend sind, und dass es sich dort nicht anders als bei der Bildung der Membranlamellen der Sklerenchymfasern verhält. Auch wo eine neu entstehende Membranschicht von den zuvor gebildeten getrennt bleiben soll, wird sie in Contact mit denselben angelegt und sind es somit andere Ursachen als der mangelnde Contact, welche ihre Selbständigkeit veranlassen.

Membranfalten.

Ich habe früher angegeben, dass die Membranfalten, wie sie in Blumenblättern, bei Spirogyren u. dgl. zu beobachten sind, als Leisten angelegt werden.[1]) Diese Angabe war mir nunmehr etwas fraglich geworden und doch konnten meine erneuerten Untersuchungen dieselbe nur bestätigen. Freilich wird jetzt die Deutung, die ich dem Vorgang gab, auf Grund anderweitiger Erfahrungen etwas modificirt werden müssen.

Die Faltungen in den Epidermiszellen der Blumenblätter sind inzwischen eingehender von Hiller[2]) und Köhne[3]) studirt worden. Für unsere Zwecke wird die Betrachtung eines prägnanten Beispiels genügen. Ich wähle als solches Clarkia pulchella. Die Seitenwände der gestreckten Epidermiszellen der Petala dieser Pflanze sind zickzackförmig hin und her gebrochen und bilden an den einspringenden Kanten stark entwickelte Falten. Die Falten sind am Grunde verengt, auch wohl völlig geschlossen, so dass sie im opti-

1) Zellhautbuch p. 196 ff.

2) Ber. d. deut. bot. Gesell. 1884. p. 21 und Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. XV. 1884. p. 421.

3) Ber. d. deut. bot. Gesell. 1884. p. 24.

schen Durchschnitt wie Oesen erscheinen.[1]) Das Innere der Falte ist mit Luft erfüllt. Nach aussen werden die Falten von der Cuticula überspannt, welche die ganze Epidermis fortlaufend deckt. Diese Cuticula zeigt eine parallele Streifung, welche der Längsachse der Zellen folgt. Die Streifen sind regelmässig geschlängelt und erscheint ihr Verlauf in keiner Weise durch die Falten an den Seitenwänden der Epidermiszellen beeinflusst. Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt[2]), erfahren die Seitenwände der Epidermiszellen zunächst eine zickzackförmige Brechung. Thatsächlich wird es bereits schwer, sich das zu dieser Brechung führende Flächenwachsthum der Seitenwände anders als durch Einlagerung von Substanz in dieselben zu denken. Jede der einspringenden Kanten beginnt hierauf zu einer Leiste auszuwachsen. Diese Leisten sind ziemlich stark lichtbrechend, im Innern solid. Man kann sich hiervon leicht an frischen und an den mit Reagentien behandelten Präparaten überzeugen. Die Ausbildung der Leiste erfolgt erst relativ spät, in weit entwickelten Blüthenknospen. Man nimmt für die Untersuchung ein Stück eines hinreichend alten Kronenblattes, bringt es auf einen Tropfen der auf ihre Einwirkung zu prüfenden Flüssigkeit und zerdrückt es nun stellenweise mit einem Glasstab. Durch dieses Zerdrücken wird die anhaftende Luft von dem Präparat entfernt, die Verdickungsleisten hier und dort vollständig freigelegt und der Beobachtung unmittelbar zugänglich gemacht. In Wasser leiden die Leisten nicht wesentlich, auch nicht an den freigelegten Stellen, quellen dort nur etwas auf, was ihr Studium erleichtert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Leisten zunächst solid sind und dass sie als ziemlich gleich dicke, weiterhin an der Innenkante etwas an-

1) Vergl. das zutreffende Bild bei Hiller, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. Taf. XXII, Fig. 6.

2) Vergl. auch Hiller, l. c. p. 427 ff.

schwellende Vorsprünge in die Erscheinung treten. Dass sie solid sind, zeigt am besten die Behandlung mit Kalilauge, in der sie rasch von aussen nach innen abschmelzen. Die übrigen Theile der Seitenwände resistiren der Kalilauge besser. In Eau de Javelle schwinden rasch die Leisten und alsbald auch alle übrigen, nicht cutinisirten Theile der Epidermiswand. Chlorzinkjodlösung und auch Millon's Reagens rufen ein Verquellen dieser Wand ohne Farbenänderung hervor und ebenso auch Salpetersäure-Ammoniak. Vorsichtige Anwendung verdünnter Salpetersäure ruft eine instructive Quellung der Leisten hervor. Es fehlen die Marken für eine sichere Entscheidung der Frage, ob das Wachsthum der Leisten durch Einwanderung von Substanz, oder durch Anlagerung entsprechend schmaler Lamellen an der Innenkante erfolgt. Eine solche Anlagerung erscheint mir nicht unwahrscheinlich, doch wenn sie auch stattfinden sollte, kann es nur im Verein mit Substanzeinwanderung geschehen. Für einen bedeutenden Reichthum an eingewanderten hyaloplasmatischen Substanzen spricht ja auch die geringe Resistenzfähigkeit der Leisten gegen Eau de Javelle. Letzteres Verhalten gilt, wie wir gesehen haben, auch für die übrige Epidermiswandung, bei der wir uns aber auch das ausgiebige Flächenwachsthum schwerlich anders als mit Zuhilfenahme einwandernder Substanzen vorstellen können. Ganz sicher muss es sich um Substanzeinlagerung bei der weiteren Entwicklung der Leisten zu Falten handeln, denn damit ist eine Erweiterung der Leisten an ihrer Innenkante verbunden, die durch Apposition nicht zu Stande kommen könnte. Augenscheinlich wird die ganze Oberfläche der Leiste zuletzt stärker ernährt, wodurch Spannungen entstehen, welche zu einer Continuitäts-Unterbrechung im Innern und so zur Ausbildung der innern Hohlräume führen. Dieses Oeffnen der Falten findet erst kurz vor dem Aufblühen, und während desselben, statt. Dabei

nimmt die Grösse der Kronenblätter etwa im Verhältniss von 3 zu 4 in der Längsrichtung, von 3 zu 5 in der Breite zu. Entsprechend wachsen die Massen der einzelnen Zellen an. Während dieser Grössenzunahme dringt Luft in das Innere der Falten ein. Eine Erweiterung der Falten findet aber auch nach dem Aufblühen noch statt, wobei die Kronenblätter etwa um ein Siebentel an Länge und Breite zunehmen. An der fertigen Membran ist mit Chlorzinkjodlösung Blaufärbung unschwer zu erzielen und verhalten sich hierbei die Falten nicht anders wie die übrigen Membrantheile. Gemeinschaftlich resistiren sie jetzt auch der Kalilauge, wobei sich die Wände an den Oesen nur etwas lichtbrechender zeigen. In Millon's Salz und Salpetersäure-Ammoniak erfolgt auch jetzt keine Färbung. Eau de Javelle löst die Wand nicht mehr; nach längerer Einwirkung derselben wird die Blaufärbung mit Chlorzinkjod um so leichter. — Die Streifung der Cuticula ist schon vor Beginn der Leistenbildung auf den Epidermiszellen vorhanden. Bei weiterem Wachsthum der Kronenblätter prägt sich die Zeichnung schärfer aus, wobei die Streifen seitlich auseinander geschoben werden. Sie weichen aber von ihrem ursprünglichen Verlauf dabei nicht ab. Auch dieses beweist, falls ein weiterer Beweis noch nöthig wäre, das die Falten als Neubildung den Seitenwänden der Epidermiszellen aufgesetzt werden. Denn eine so starke Einfaltung, von der Seitenwandung selbst ausgeführt, müsste, da ein Gleiten derselben längs der Aussenwand kaum anzunehmen ist, eine entsprechende Verschiebung der Cuticularstreifen zur Folge haben.

Nicht anders wie in Blumenblättern werden die Falten an den Endflächen der Zellen von Spirogyren ausgebildet. Ich hatte jetzt Gelegenheit, eine ziemlich dicke, 0,033 mm Durchmesser messende, mit nur einem Schraubenbande versehene, wohl zu Spirogyra Weberi gehörige Form zu unter-

suchen und die Entwicklung der Falten dort zu verfolgen. Die Falten werden schon während der Scheidewandbildung, bei der Zelltheilung, angelegt. Während bei Spirogyren ohne „zurückgeschlagene“ Zellenden die in Bildung begriffene, in das Zellinnere vordringende Scheidewand sehr dünn ist, zeigt sie hier wesentlich grössere Dicke und erscheint auch stärker lichtbrechend. Sie wächst zunächst an ihrer Innenkante als einfache Leiste fort, hat sie aber den Verbindungsschlauch [1]) zwischen den beiden Schwesterkernen erreicht, so beginnt sie, von ihrer Innenkante aus, nach zwei Seiten hin weiter zu wachsen. Sie folgt hierbei der gewölbten Oberfläche des Verbindungsschlauches, sich derselben genau anschmiegend. Es zeigt somit der optische Durchschnitt der vordringenden Scheidewand jetzt das Bild einer in das Zellinnere ringsum gleich tief eingedrungenen, T-förmigen Leiste. Von der Mitte des Daches dieser T-förmigen Figur aus setzt sich die Scheidewand alsbald rechtwinklig wieder fort, bis dass der ganze Querschnitt der Zelle durchsetzt ist. Das Chlorophyllband pflegt erst im letzten Augenblick durchschnitten zu werden. — Die relativ grosse Dicke der in Bildung begriffenen Wand, ihre starke Lichtbrechung, endlich der sehr auffallende Umstand, dass das Cytoplasma nicht allein um ihre Innenkante, sondern an ihrer ganzen Oberfläche angesammelt bleibt, das Alles scheint zu zeigen, dass hier mit der Anlage der Scheidewand eine starke Ernährung derselben, wohl durch Substanzmassen, die in ihr Inneres eindringen, bewirkt wird. Die bandförmig erweiterte Stelle an der Scheidewand nimmt nach ihrer Anlage noch an Breite zu. Dieses Wachsthum hält auch nach Abschluss der Scheidewandbildung noch an. Dementsprechend sieht man auch feinkörniges Cytoplasma um die

1) Vergl. über diesen: Histologische Beiträge, Heft I, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. 1888. p. 18.

bandförmige Erweiterung und innerhalb des von derselben umschriebenen Raumes längere Zeit noch angesammelt. In diesem Cytoplasma ist lebhafte Körnchenströmung zu beobachten. Ein bevorzugtes Wachsthum der Aussenflächen der so ernährten Theile mag Spannungen und schliesslich eine Spaltung im Innern veranlassen und so zur Bildung der beiden eingestülpten Falten führen. Der Spaltungsvorgang beginnt, noch bevor die bandförmige Erweiterung ihre volle Breite erreicht hat. — Bekanntlich stülpen sich diese eingeschlagenen Falten nach aussen vor, wenn die Zellen aus dem Verbande treten. Diese Trennung kann man leicht künstlich durch Druck auf den Faden bewirken. Dabei werden die Aussenschichten der Zellhaut durchbrochen und die Falten wölben sich gegen einander vor. Irgend eine Mittellamelle *ist zwischen denselben nicht wahrzunehmen*, im Gegensatz zu den Spirogyren ohne eingefaltete Zellenden, welche bekanntlich eine solche Mittellamelle bei der Trennung abstossen.[1])

Der Cellulose-Ring in den sich theilenden Zellen von Oedogonium tumidulum sieht einer unter dem Einfluss von Reagentien gequollenen Faltenanlage in den Blumenblättern von Clarkia pulchella so ähnlich, dass die Annahme einer gleichen Entwicklung schon von vorn herein nahe gelegt wird. In der That entsprechen sich auch diese Vorgänge. Der Ring tritt als eine solide, ziemlich dicke, stark lichtbrechende, der Innenschicht der Zellwand aufgesetzte Leiste in die Erscheinung[2]), ganz ähnlich wie die Scheidewand bei Spirogyra Weberi. Diese Leiste nimmt an Höhe zu, schwillt in ihrem dem Zellinnern zugekehrten Theile an, während gleichzeitig sich in ihrem Innern eine dunkle Stelle, als Anlage einer

1) Ueber Zellbildung und Zelltheilung. I. Aufl. 1875. p. 57.

2) Vergl. auch Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 189. Taf. XII, Fig. 43—45, und Bau und Wachsthum der Zellhäute. p. 197.

Spalte markirt. Die weitere Höhenzunahme der Leiste ist mit gleich starkem Dickenwachsthum verbunden, so dass dieselbe in einen Ring von fast kreisförmigem Durchschnitt verwandelt wird. Die Ansatzstelle des Ringes behält annähernd die Dicke der ursprünglichen Anlage bei. Ob das Wachsthum des Ringes auf Einwanderung von Substanz allein beruht, oder der Anlage zugleich neue Lamellen vom Cytoplasma aus apponirt werden, lässt sich nicht entscheiden. Wären so zahlreiche Schichten vorhanden, wie sie Wille abbildet[1]), so müsste wohl Apposition neuer Lamellen stattgefunden haben, da, wie wir auch in dieser Arbeit gesehen, ein solcher lamellöser Bau eine Folge von Anlagerung ist. Doch haben sowohl Pringsheim[2]) wie ich[3]) bis jetzt nur eine äussere dichtere und eine innere weniger dichte Schicht in der Substanz des Ringes unterscheiden können und diese Differenzirung liesse sich ohne Weiteres, aus der stärkeren Ernährung der peripherischen Theile des Ringes erklären.

Fassen wir das über Faltenbildung an Membranen hier Gesagte nunmehr zusammen, so ergiebt sich, dass in der That diese Erscheinung ohne Annahme einer Substanzeinwanderung in die Membranen schwer zu begreifen wäre. Welcher Art die einwandernde Substanz ist, lässt sich hier, ebenso wenig wie zuvor in den Sklerenchymfaser-Wänden, direct entscheiden. Auch hier lassen uns die Reagentien fast vollständig in Stich und kann ich nur die geringe Resistenzfähigkeit junger Falten der Blumenblatt-Epidermis von Clarkia pulchella in Eau de Javelle zu Gunsten einer Einwanderung von Cytoplasma anführen.

---

1) Algologische Mittheilungen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII Taf. XVI, Fig. 25, Text dazu p. 444.

2) Pflanzenzelle, p. 35.

3) Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl., p. 190.

Flächenwachsthum.

Im Anschluss an Schmitz[1]) war ich[2]) bereits zu dem Resultate gelangt, dass beim Scheitelwachsthum bestimmter Algen die Membranlamellen an den Vegetationspunkten fortdauernd gedehnt und gesprengt werden, während in dem gleichen Maasse neue Membrankappen von innen aus der Scheitelwölbung apponirt werden. Noll erweiterte diese Angaben und begründete dieselben auf experimentellem Wege.[3]) Es geschah dies vornehmlich bei Caulerpa prolifera, bei Bryopsis und Derbesia-Arten. Auch zeigte Noll, dass bei Caulerpa, Cladophora, Polysiphonia, auftretende Neubildungen sich nicht anders den Membranen ihrer Ursprungsorte gegenüber verhalten. Besonders lehrreich erschienen die adventiv entstehenden Blatt- und Wurzelauswüchse; die Membran des Ursprungsortes war von denselben gesprengt, und zwar von jungen Sporen wie von einer stumpfen Nadel durchbohrt worden. — Nach diesen Erfahrungen findet somit ein Spitzenwachsthum älterer Membranlamellen durch Intussusception an den untersuchten Objecten nicht statt.

Ob aber alles Flächenwachsthum auf Dehnung, respective Sprengung älterer und Bildung neuer Membranlamellen beruht, muss zunächst noch dahingestellt bleiben. Ist constatirt, dass Membranen durch Einwanderung neuer Substanzen wachsen können, ist es wahrscheinlich gemacht, dass locale Erweiterungen und Faltenbildungen bei manchen Zellhäuten auf ähnlichen Ursachen beruhen, so brauchen derartige Vorgänge auch von denjenigen Wachsthumvorgängen der Membranen, welche mit der Längenzunahme der Zellen verbun-

1) Stzber. d. niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde in Bonn. 6. Dec. 1880. Sep.-Abdr. p. 8.

2) Zellhautbuch, p. 189.

3) l. c. p. 121, 132, 152 u. a. m.

den sind, nicht ausgeschlossen zu sein. Bemerkt muss aber werden, dass augenblicklich die Sache so steht, dass bei ergiebigem Flächenwachsthum der Membranen für bestimmte Fälle eine Dehnung und Sprengung der vorhandenen und die Apposition neu gebildeter Membranlamellen sicher gestellt ist, während der Nachweis eines ergiebigen Flächenwachsthums durch Einschaltung neuer Substanztheile in schon vorhandene Lamellen noch zu führen ist.

Der innere Bau und das chemische Verhalten der Membran.

In seinen neuerdings veröffentlichten „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut"[1]) stellt Wiesner Gesichtspunkte auf, die vielfach die in dieser Arbeit erörterten streifen und welche daher auch eine eingehende Berücksichtigung an dieser Stelle verlangen. Wiesner erblickt den Schwerpunkt seiner Ausführungen vor Allem in dem Umstande, dass durch dieselben „der Charakter der wachsenden Zellwand als lebendes, protoplasmaführendes Gebilde in den Vordergrund gestellt und sowohl die Structur als das Wachsthum und der Chemismus der Zellhaut den analogen Verhältnissen des Protoplasma näher gebracht wird."[2]) So lange die Wand wächst, meint Wiesner, enthält sie lebendes Protoplasma (Dermatoplasma). — Dieser Satz verlangt, wie die in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen lehren, eine gewisse Einschränkung. Nicht alle Wände wachsen durch Einwandern von Cytoplasma, so vor Allem nicht diejenigen, die durch Apposition neuer La-

1) Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Jahrg. 1886. Bd. XCIII. p. 17.

2) l. c. p. 62.

mellen an Dicke zunehmen und keine weitere Veränderung erfahren. Sobald an solchen Wänden eine neue Plasmaschicht sich in eine Cellulose-Lamelle verwandelt hat, enthält letztere auch kein lebendes Plasma mehr und dieses wandert unter den gedachten Umständen in dieselbe auch weiterhin nicht mehr ein. Nur von solchen Zell-Membranen, in welchen nachträglich lebendes Cytoplasma einwandert, lässt sich behaupten, dass sie zeitweise lebendigen Inhalt führen. Dann ist es aber für alle Fälle doch nur dieses Plasma, welches lebt, als todt müssen hingegen von Anfang an alle die von ihnen erzeugten Producte gelten. — Die Annahme von Wiesner, dass die Zellhaut einen netzförmigen Bau besitze, dass sie aus kleinen, runden, organisirten Gebilden, die er als *Dermatosomen* bezeichnet, bestehe, dass diese Gebilde, so lange als die Zellhaut wächst, durch zarte Protoplasmazüge verbunden seien, lässt sich durch die directe Beobachtung nicht stützen. Die mikrokokkenartigen Körper, die Wiesner mit Hilfe tief eingreifender Manipulationen[1]) aus Zellwänden dargestellt hat, können schwerlich als die Elemente dieser Zellwände gelten. Im Gegentheil lässt sich mit Bestimmtheit zeigen, dass eine junge, eben angelegte Wand, welche die Wiesner'schen Dermatosomen am ehesten zur Anschauung bringen müsste, unter keinen Umständen etwas von deren Existenz verräth[2]). Daher ich auch keine Bedenken trug, die Bezeichnung „Dermatosomen"[3]) in einem anderen Sinne, nämlich für die wirklich bestehenden Elemente der Zellplatte, aus welchen eine Zellwand hervorgeht,

1) Vergl. l. c. p. 29 ff. Auch Van Wisselingh stellte auf ähnlichem Wege solche „Dermatosomen" her: Sur la paroi des cellules subéreuses, Archives néerlandaises. 1888. Bd. XXII, p. 282 ff.

2) Vergl. auch Strasburger, „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung". 1888. p. 175.

3) Ebenda, p. 161.

zu verwerthen. Diese Elemente geben bei der Umwandlung der Zellplatte in die Zellmembran ihre Selbständigkeit auf, und speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen schlossen jede Möglichkeit einer Zurückführung der Wiesner'schen Dermatosomen auf die Elemente der Zellplatte aus. — Trotz dieser vielfachen Einwände war es sicher ein fruchtbarer Gedanke, den Wiesner mit der Annahme aussprach, dass eine wachsende Membran lebendes Protoplasma enthalte, und hat ja diese Arbeit, nach einer bestimmten Richtung hin, auch thatsächlich seine Annahme bestätigt. — Die von Wiesner aufgestellte, mit seinen übrigen Ansichten in Verbindung stehende Behauptung, dass die Zellwand Eiweisskörper enthalte, hat vornehmlich Veranlassung zu zahlreichen *Controversen gegeben*, *ist aber auch sicher in ihrer Allgemeinheit unhaltbar.*[1]) *Hingegen* hat Wiesner *jedenfalls* mit Recht darauf hingewiesen, dass die Anwesenheit bestimmter Verbindungen, der sogenannten aromatischen Verbindungen (Benzolabkömmlinge), die in der Zellwand, so auch von Substanzen aus der Classe der Fettkörper, weder auf Infiltrationsproducte noch auf directe Umwandlungsproducte der Cellulose sich zurückführen lasse, dass es sich hierbei vielmehr mit Wahrscheinlichkeit um Producte der Proteïnkörper handle. Diese Producte sind es überhaupt, die, meiner Meinung nach, die auf Eiweiss gedeuteten Reactionen der

1) Vergleiche hierzu vornehmlich die Arbeit von Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Stzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIV, 1886, p. 118, und die sich hieran knüpfende Polemik: G. Klebs, Einige Bemerkungen zu der Arbeit von Krasser etc. Bot. Ztg. 1887. Sp. 697. Alfred Fischer, Zur Eiweissreaction der Zellwand, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887, p. 424 und 1888, p. 113. Wiesner, Zur Eiweissreaction und Structur der Zellmembran. Ebenda. 1888. p. 33.

Zellwand veranlassen. Wie wir gesehen haben, kommen diese Reactionen nur den cutinisirten, verkorkten und verholzten Zellwänden zu, während die mit Cellulose-Charakter versehenen Zellwände sie überhaupt nicht, oder nur in sehr schwachem Maasse, aufweisen. Da auch die aus dem Cytoplasma eben entstandene Cellulosewand nicht anders reagirt, so muss das an der Verschiedenheit in dem Verhalten der Producte liegen und dieser Umstand mag es veranlassen, dass die characteristischen Reactionen auch in wachsenden Cellulose-Lamellen, die ihren Cellulose-Character beibehalten, ausbleiben, auch wo eine Einwanderung von Cytoplasma in die wachsende Membran, nach Analogie, nicht eben unwahrscheinlich, oder doch jedenfalls möglich ist. Das lebende Hyaloplasma in den Membranen sicher nachzuweisen, dazu reichen die jetzigen Mittel, soweit meine Erfahrungen einen Schluss erlauben, nicht aus und auch die von Krasser[1]) angewandte Loew-Bokorny'sche alkalische Silberlösung ist dessen nicht fähig. Dass nämlich die Loew-Bokorny'sche Silber-Reaction in den Membranen auch durch andere Stoffe wie lebendiges Eiweiss hervorgerufen werden kann, das zeigt unzweifelhaft der Umstand, dass Krasser mit Hilfe derselben lebendiges Eiweiss auch in den Wänden fertiger Gefässe glaubte nachweisen zu können. Dass dieses ein Unding ist, hat Klebs bereits hervorgehoben.[2])

1) l. c. p. 37.
2) Bot. Ztg., 1887, Sp. 705.

Schlussbetrachtungen.

Auf Grund der in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen, will ich es nunmehr versuchen, ein zusammenfassendes Bild von der Entstehung und von dem Wachsthum vegetabilischer Membranen zu entwerfen. Dieses Bild lässt sich freilich nur in den allergröbsten Zügen zeichnen und dürfte noch manche Erweiterung und Berichtigung erfahren.

Die bei der Zelltheilung auftretenden Membranen gehen, soweit die Beobachtung reicht, durch directe Umwandlung aus den Zellplatten, welche cytoplasmatischer Natur sind, hervor. Ebenso werden neu gebildete Membranen und Membranlamellen durch Umwandlung aus entsprechenden Cytoplasmaschichten erzeugt. Sie entstehen für gewöhnlich an der Peripherie des Plasmakörpers, können aber auch sein Inneres durchsetzen.

So angelegte Membranen und Membranlamellen wachsen entweder nicht mehr, dann wandert auch keine weitere Substanz in dieselben aus dem Zellinnern ein. So ist es besonders beim Dickenwachsthum geschichteter Zellhäute, die ihren Cellulosecharakter beibehalten.

Oder es wachsen die Membranen oder Membranlamellen nach ihrer Anlage und dieses erfolgt durch Einwanderung von Substanzen aus dem Zellinnern.

Diese in die Membran einwandernde Substanz dürfte für gewöhnlich lebendiges Zellplasma, und zwar Hyaloplasma sein, und dieses sich erst innerhalb der Membran in Membranstoffe verwandeln. In gewissen Fällen ist ein Wachsthum der Membran durch unmittelbare Einwanderung ihr gleichwerthiger Membranstoffe nicht ausgeschlossen, aber auch noch nicht erwiesen.

Die Einwanderung von lebendigem Hyaloplasma findet vor Allem dort überall statt, wo neue specifische Structuren in den wachsenden Membranen angelegt werden. Sie ist anzunehmen bei cutinisirenden und verkorkenden Membranen und zwar dürfte sie im ersten Falle meist ergiebiger als im zweiten sein. Weniger sicher, wenn auch nicht unwahrscheinlich, ist ein Eindringen von Hyaloplasma in die Zellwand bei der Verholzung. Für die Annahme einer Einwanderung von Hyaloplasma in wachsende Cellulosehäute, die ihren Cellulose-Charakter behalten, lassen sich höchstens Wahrscheinlichkeitsgründe anführen. Möglich bleibt es immerhin, dass in letzterm Falle Cellulose es selbst sei, die vom Cytoplasma in gelöster Form ausgeschieden, Aufnahme in die Membran findet.

Die gewohnte Schichtung der Membranen von Gewebezellen ist auf Apposition, d. h. auf Anlagerung von Membranlamellen, die succesive aus peripherischen Cytoplasmaschichten erzeugt werden, zurückzuführen.

Das Flächenwachsthum der Membranen beruht nachgewiesenermaassen an gewissen Objecten auf Dehnung respective Durchbrechung der alten und auf der fortgesetzten Anlagerung neuer Membranlamellen. In anderen Fällen, so beispielsweise bei der mit wellenförmiger Verbiegung verbundenen Flächenzunahme der Seitenwände von Epidermiszellen, liegt, aller Wahrscheinlichkeit nach, Substanz-Einwanderung in die Membran vor. Dieses muss auch bei localen Erweiterungen,

Faltenbildungen und dergleichen angenommen werden. Dass die einwandernde Substanz Hyaloplasma sei, lässt sich nicht sicher erweisen, dass es gelöste Cellulose sei, ist nicht direct ausgeschlossen.

Ueberall wo cutinisirende, verkorkende oder verholzende Zellwände ausgebildet werden sollen, erfolgt zunächst die Anlage von Membranen oder Membranlamellen, die aus Cellulose oder einem jedenfalls nahe verwandten Kohlehydrat bestehen. Erst in diese Membranen oder Membranlamellen wandern die Stoffe ein, welche die Cutinisirung, Verkorkung oder Verholzung veranlassen sollen. Nur in den merkwürdigen Perine-Bildungen der Hydropterideen sind uns Fälle bekannt geworden, wo das Cytoplasma in gallertartige, zuvor oder zugleich ausgeschiedene Substanzmassen einwandert, um cutinisirte Häute dort auszubilden. Diese Perinen werden entweder simultan, ihrer ganzen Ausdehnung nach, oder succedan, in bestimmter Richtung fortschreitend, ausgebildet.

Im Anschluss an die Perine-Bildungen trat uns auch der eigenthümliche, einzige Fall entgegen, wo ein Organismus einen anderen, in ihm parasitisch lebenden, mit einer aufgelagerten Haut versieht.

Aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, dass die Schichtenzunahme und somit auch die sich aus ihr ergebende Dickenzunahme der vegetabilischen Zellmembranen, durch Anlagerung erfolgt und dass auch, wenigstens in bestimmten Fällen, während der Flächenzunahme der Zellmembran, derselbe Vorgang, mit Dehnung älterer Membranlamellen verbunden, sich abspielt.

Wo ein wirkliches Wachsthum der Membranen, das heisst eine durch Wachsthum bedingte Volumenzunahme bereits vorhandener Membrantheile vorliegt, findet dieses

durch Einwanderung von Substanzen statt. Soll man nun diesen Vorgang ein Intussusceptionswachsthum nennen? Ich habe gegen diese Bezeichnung nichts einzuwenden, bemerke aber, dass dieser Vorgang sich in denjenigen Fällen, wo ein Eindringen lebendiger Substanz in die Membran angenommen werden muss, wesentlich anders gestalten würde, als man das früher annahm. Wesentlich übereinstimmender mit älteren Anschauungen würde eine Ausscheidung von Cellulose aus dem Zellleibe und Aufnahme derselben in die wachsende Membran sein. Ich habe einen solchen Wachsthumsvorgang für bestimmte Fälle als möglich zugegeben, derselbe bleibt aber noch zu erweisen.

Durch den hier versuchten Nachweis, dass nachträgliche Ausgestaltungen in wachsenden Membranen auf die formbildende Thätigkeit des Protoplasma zurückzuführen seien, ist, wie ich denke, ein weiterer Schritt zu einer einheitlichen Auffassung der Lebenserscheinungen gethan, indem hiermit von Neuem auf das Protoplasma als auf den einzigen Träger der ererbten, formgestaltenden Thätigkeit innerhalb des Organismus hingewiesen wird. Wie weit freilich bestimmte Structuren als specifisch ererbte oder als unmittelbar mechanisch bedingte aufzufassen sind, wird weiter auseinander zu halten und zu bestimmen sein, kommen doch beispielsweise ganz ähnliche Schichtungen und radiale Streifungen, wie sie die Stärkekörner charakterisiren, auch verschiedenen Sphaeriten (Sphaerokrystallen) zu.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—30. Azolla filiculoides.

Soweit nicht anders angegeben, Alcohol-Material in Choralhydrat und Jodglycerin untersucht.

Fig. 1. Columella aus einem jungen Mikrosporocarpium mit Sporangienanlagen. Am Scheitel der Columella, eine abgestorbene Makrosporangium-Anlage (m a), im Uebrigen Mikrosporangien-Anlagen. Frisch. Vergr. 90.

Fig. 2. Junges Mikrosporangium nach Ausbildung der Hohlräume, die zur Bildung der Massulae dienen sollen. Vergrösserung 240.

Fig. 3. Körner, die sich mit Jodlösung weinroth färben, aus dem Innern einer Massula-Anlage. Vergr. 900.

Fig. 4. Plasmanetz mit Körnern, im Innern einer Massula-Anlage. Vergr. 900.

Fig. 5. Ebensolches Netz auf nächstfolgendem Entwicklungsstadium. Vergr. 900.

Fig. 6. a) Partie aus dem Innern einer Massula-Anlage zur Zeit des Auftretens der Kammerwände. b) Flächenansicht des Hüllplasma aus demselben Sporangium. c) Optischer Querschnitt dieses Hüllplasma. Vergr. 900.

Fig. 7. Partie aus dem Innern einer Massula bis an deren Oberfläche reichend, bald nach Anlage der Kammerwände. Vergr. 900.

Fig. 8. Eine Kammer an einer Massula, bald nach Anlage der Kammerwände mit einem das Lumen umgebenden Häutchen. Alcohol-Material nach Haematoxylin-Färbung in Origanumöl. Vergr. 900.

Fig. 9. Partie aus dem Innern einer Massula bis zur Peripherie reichend. Vergr. 900.

Fig. 10. Sporangium mit den Massulae bald nach Anlage der Kammerwände in denselben. Vergr. 240.

Fig. 11 a, b u. c. Anlage der Glochiden. Vergr. 900.

Fig. 12. Eine fertige Glochide. Frisch. Vergr. 540.

Fig. 13 a u. b. Die obereren Theile fertiger Glochiden. Frisch. Vergr. 900.

Fig. 14 a u. b. Obere Theile fertiger Glochiden nach Schwefelsäurebehandlung. Vergr. 900.

Fig. 15. Eine reife Massula mit Glochiden aus dem Sporangium befreit. Frisch. Vergr. 240.

Fig. 16. Junge Makrosporocarpium-Anlage noch vor ihrem Abschluss am Scheitel, mit einwandernden Anabaena-Schnüren. Vergr. 240.

Fig. 17. Nächst ältere Makrosporocarpium-Anlagen. Vergrösserung 150.

Tafel II.

Fig. 18 bis 21. Aufeinander folgende Stadien der Entwicklung des Makrosporocarpiums, die Ausbildung des Gehäuses des Makrosporocarpiums, der Makrospore und der Perine an derselben zeigend. Vergr. 150.

Fig. 22. Randpartie von der Rückenfläche der Makrospore mit Exine, dem anschliessenden Hüllplasma und der Sporangiumwandung. Vergr. 900.

Fig. 23. Flächenansicht des Hüllplasma von der Rückenfläche einer etwas älteren Makrospore, zur Zeit der Ausbildung von Hohlräumen. Vergr. 900.

Fig. 24. Flächenansicht des Hüllplasma von einer etwas älteren Anlage, mit zahlreichen, in den Chromatophoren erzeugten Körnern. Vergr. 900.

Fig. 25. a) Flächenansicht der Perine auf nächst folgenden Stadien. Zwischen den Warzen noch die nämlichen Körner wie in der vorhergehenden Figur. b) Exine, Perine und Reste des Hüllplasma demselben Objecte entnommen, im Querschnitt. c) Eine einzelne, besonders stark entwickelte Partie vom Grunde derselben Spore, im Querschnitt. Vergr. 900.

Fig. 26. Partie aus der Haut, von der Rückenfläche einer reifen Makrospore, im Querschnitt. Frisch. Vergr. 520.

Fig. 27. Partie aus der Basis des Schwimmkörpers einer fast reifen Makrospore, im Längsschnitt. Vergr. 900.

Fig. 28. Fadengewirr von dem Scheitel des Schwimmkörpers einer reifen Makrospore. Vergr. 900.

Fig. 29. Längsschnitt durch ein reifes Makrosporocarpium und die Makrospore. Frisch. Vergr. 100.

Fig. 30. Längsschnitt durch eine ebensolche, aus dem Makrosporocarpium befreite Makrospore. Die Schwimmkörper losgelöst, die Fäden umgeschlagen. Frisch. Vergr. 100.

Fig. 31—38. Salvinia natans.

Alcohol-Material in Chloralhydrat und Jodglycerin.
Vergr. 900.

Fig. 31. Partie aus dem Inhalte eines jungen Mikrosporangiums zur Zeit der Ausbildung der Hohlräume.

Fig. 32 bis 37. Die aufeinander folgenden Stadien der Sonderung des Plasmodiums, der Ausbildung des Kammerwerkes, sowie des schliesslichen Aufbrauchs der zellenartigen Plasmodium-Theile und ihrer Zellkerne zeigend.

Fig. 38. Partie von der Oberfläche einer Makrospore, die Exine, die in Bildung begriffene Perine, und das dieser anliegende Hüllplasma zeigend.

Tafel III.

Fig. 1—9. Senecio vulgaris.

Vergr. 1000.

Die sämmtlichen Pollenkörner in derselben Lage, mit aufrecht stehender Axe, im optischen Durchschnitt gezeichnet.

Fig. 1. Junge Pollenzellen gleich nach Anlage der eigenen Haut. Die innerste Schicht der Specialmutterzellwände noch als ganz schwacher Umriss angedeutet. Alcohol-Material in Glycerin untersucht.

Fig. 2 bis 5. Aufeinanderfolgende Zustände der Pollenhaut-Entwicklung, an frischem, in concentrirter Salpetersäure untersuchtem Material. In Fig. 2 und 3 die Exine von der Intine unter der Einwirkung der Säure deutlich abgehoben.

Fig. 6. Ein nicht ganz reifes Pollenkorn in concentrirter Schwefelsäure. An den Austrittsstellen die Pollenhaut verquollen.

Fig. 7. Halb reifes Pollenkorn. Alcohol-Material in Chloralhydrat. In Folge ungleicher Quellung die Exine von der Intine stark abgehoben.

Fig. 8. Ein nicht ganz reifes Pollenkorn. Alcohol-Material in Chloralhydrat, in Folge ungleicher Quellung die Exine

von der Intine abgehoben. Die Pollenhaut an den Austrittstellen bis auf eine dünne Innenschicht verquollen. An der unteren Falte das Bild oberhalb der Austrittsstelle entworfen.

Fig. 9. Theil eines annähernd reifen Kornes, Alcohol-Material in concentrirter Schwefelsäure. An der Austrittsstelle von der Pollenhaut nur eine dünne Innenschicht erhalten.

Fig. 10—15. Passiflora coerulea.

Die Fig. 13, 540 Mal, die übrigen 1000 Mal vergr.

Fig. 10. Theil eines jungen Pollenkorns bald nach der Befreiung aus der Specialmutterzelle mit beginnender Leistenbildung, in concentrirter Salpetersäure.

Fig. 11. Theil eines älteren Pollenkorns aus einer 18 mm hohen Blüthenknospe, mit weiter fortgeschrittener Ausbildung der Exine, in concentrirter Salpetersäure.

Fig. 12. Ein junges Pollenkorn im Beginn der Intine-Bildung. Alcohol-Material in Glycerin.

Fig. 13. Ein annähernd reifes Pollenkorn nach Weglösung der Exine durch Eau de Javelle. Die Austrittsbänder durch stärkere Lichtbrechung markirt.

Fig. 14. Theil der reifen Pollenhaut im optischen Durchschnitt, in Chloralhydratlösung.

Fig. 15. Theil der reifen Pollenhaut, einem Querschnitt entnommen, nach Jod- und Schwefelsäure-Behandlung.

Fig. 16. und 17. Weigelia amabilis.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material in verdünntem, schwach mit Congoroth versetztem Glycerin untersucht.

Fig. 16. Tetrade nach Anlage der eigenen Häute um die jungen Pollenkörner.

Fig. 17. Ein junges Pollenkorn nach Beginn der Stachel bildung an seiner Oberfläche.

Fig. 18—20. Riccia glauca.

Vergr. 1000 Mal.

Alcohol-Material in verdünntem, schwach mit Congoroth versetzter Glycerin.

Fig. 18. Optischer Durchschnitt des Sporen-Saumes nach Anlage der Innenschicht der Exine. ie die Innenschicht der Exine, ae die Aussenschicht nach aussen mit eine dichteren Haut abgegrenzt, nach innen zu gallertartig Innerhalb der äusseren Haut der Aussenschicht die gequollene Papille.

Fig. 19a. Junge Spore mit angrenzenden Theilen der zerdrückten Specialmutterzellwände. Rückenfläche im Querschnitt. ae Aussenschicht, ie Innenschicht der Exine i Intine.

Fig. 19b. Rückenfläche derselben Spore in Aufsicht.

Fig. 20. Partie der reifen Sporenhaut von der Rückenfläche im Querschnitt. Bezeichnung wie in Fig. 19.

Fig. 21—30. Sphaerocarpus terrestris.

Vergr. 1000 Mal.

Alcohol-Material zum Theil in verdünntem mit Congoroth versetzten Glycerin, zum Theil in Choralhydrat-Jodglycerin, zum Theil in Wasse untersucht.

Fig. 21. Theil einer Sporenmutterzelle nach Verdickung der Wände, vor Anlage der tetradeneigenen Haut und vor der Theilung. In Wasser. Optischer Durchschnitt.

Fig. 22. Theil einer Sporenmutterzelle gleich nach Anlage der Aussenschicht der Exine. Vor der Theilung. In verdünntem Glycerin zerdrückt. Optischer Durchschnitt

Fig. 23. Etwas älterer Entwicklungszustand, noch vor der Theilung. In Wasser.

Fig. 24. Annähernd derselbe Entwicklungszustand. In verdünntem Glycerin zerdrückt.

Fig. 25. Gleich nach der Theilung. In Wasser.

Fig. 26. Anlage der Innenschicht der Exine. In Choralhydrat-Jodglycerin.

Fig. 27. Nächst folgender Entwicklungszustand, zerdrückt in Wasser. Innenschicht und Aussenschicht der Exine von einander getrennt.

Fig. 28. Noch älterer Entwicklungszustand unter den nämlichen Bedingungen wie in vorhergender Figur.

Fig. 29. Faserige lamellöse Differenzirung der Innenschicht und Fertigstellung der Aussenschicht der Exine zeigend. In Chloralhydrat-Jodglycerin.

Fig. 30. Partie der Wand einer völlig reifen Spore an der Ansatzstelle einer Scheidewand. ae Aussenschicht der Exine. ai Innenschicht der Exine. i Intine. In Glycerin.

Fig. 31—37. Cobaea scandens.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material.

Fig. 31. Theil einer Spezialmutterzelle mit Pollenkorn, gleich nach erfolgter Bildung der eigenen Haut. In Glycerin.

Fig. 32. Etwas älteres Stadium, erster Anfang der Leistenbildung an der Pollenhaut. In Glycerin.

Fig. 33a. Theil eines Pollenkorns, nachdem in den Leisten die Stäbchen aufgetreten sind. 33b. Diese Leisten von oben bei Einstellung auf die Stäbchen, in dem einen Felde eine Austrittstelle. In Glycerin.

Fig. 34. Ein etwas älteres Stadium als Fig. 33, in Chlorzinkjodlösung. Die Haut ein wenig gequollen. Die anhaftenden körnigen Periplasmamassen, die in Fig. 33 weggelassen wurden, sind hier dargestellt.

Fig. 35. Aelteres Stadium. Die Leisten zeigen bereits be-

deutende Höhe und die Innenschicht der Exine hat eine wesentlich grössere Dicke erlangt. Die anhaftenden Periplasmaschichten sind nicht gezeichnet. In Glycerin.

Fig. 36. Theil an der Peripherie eines reifen Pollenkorns im Querschnitt. In Jodglycerin.

Fig. 37. Oberflächenansicht eines reifen Pollenkorns bei Einstellung auf die Stäbchen und dann auf die Oberfläche der Felder. In Jodglycerin.

Tafel IV.

Fig. 38—42. Lycopodium Chamaecyparissus.

Fig. 38, 540 Mal, die übrigen Figuren 1000 Mal vergr.

Alcohol-Material.

Fig. 38. Junge Tetrade in Wasser quellend, aus den gesprengten äusseren Schichten der Sporenmutterzelle hervorgetreten.

Fig. 39. Tetrade des nämlichen Entwicklungszutandes, in concentrirtem Glycerin.

Fig. 40. Tetrade während der Ausbildung der Exine, in concentrirtem Glycerin.

Fig. 41. Spore an einer etwas älteren Tetrade durch Quellen der Hüllen in Wasser isolirt.

Fig. 42. Medianer Querschnitt aus einer reifen Spore, in Chlorzinkjodlösung.

Fig. 43—48. Equisetum palustre.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material.

Fig. 43. Drei junge Sporen aus einer Tetrade, von dem zwischen dieselben eingedrungenen Periplasma vollständig umgeben. In Glycerin.

Fig. 44. Beginn der Bildung einer Gallerthülle aus dem Periplasma. In Glycerin.

Fig. 45. Eine junge Spore in der Gallerthülle gleich nach Beginn der Bildung einer sporeneigenen Haut, der Exine. In Glycerin.

Fig. 46. Theil einer jungen Spore und Gallerthülle, in deren Peripherie Stärkekörnchen eingelagert sind. In Glycerin.

Fig. 47. Theil einer jungen Spore, von deren Exine die Aussenschicht sich abzuheben beginnt. Um die Gallertblase hat die Bildung der Elateren begonnen, und eine Trennung derselben vollzieht sich bereits in Folge der Quellung in Chlorzinkjodlösung.

Fig. 48. Aeltere Sporen-Anlage in Chlorzinkjodlösung. Die Aussenschicht der Exine stark abgehoben, die Bildung der Elateren wesentlich fortgeschritten.

Fig. 49. Campanula rapunculoides.

Vergr. 1000.

Frisch in Wasser untersucht.

Fig. 49. Theil einer Tetrade mit einem herausgetretenen, bereits mit eigener Haut umgebenen Pollenkorn.

Fig. 50. Lamium purpureum.

Vergr. 1000.

Frisch in Wasser untersucht.

Fig. 50. Tetrade mit geplatzten Zellen, aus welchen die jungen Pollenkörner entweder vollständig hervortraten (so aus den beiden unteren Specialmutterzellen), oder aus welchen nur der plasmatische Inhalt hervorquoll, die polleneigenen zusammenschrumpfenden Membranen zurücklassend (so in den beiden oberen Specialmutterzellen).

Fig. 51. Ceratozamia longifolia.

Vergr. 1000.

Fig. 51. Tetrade nach Beginn der Bildung der polleneigenen Häute Diese Tetrade, aus Alcohol-Material stammend, war zunächst mit 1 $^0/_0$ Essigsäure-Methylgrün behandelt worden und hierauf durch Zusatz verdünnter Schwefelsäure zur stärkeren Quellung gebracht.

Fig. 52. Pinus Laricio.

Vergr. 1000.

Fig. 52. Junges Pollenkorn nach Beginn der Flügelbildung, aus Alcohol-Material in Glycerin-Gelatine.

Fig. 53—62. Oenothera biennis.

Vergr. 1000.

Fig. 53. Theil einer Tetrade, zuerst in Wasser untersucht, hierauf mit verdünntem, durch Congoroth schwach gefärbten Glycerin behandelt und alsdann erst gezeichnet.

Fig. 52. Ein junges Pollenkorn bald nach seiner Befreiung aus der Tetrade unter denselben Bedingungen, wie die Tetrade der vorausgegangenen Figur untersucht und gezeichnet.

Fig. 55 bis 57. Theile eines Pollenkorns mit Austrittspapille, in aufeinander folgenden Entwicklungsstadien, welche die Bildung des Zwischenkörpers und die Verdickung der Exine zeigen. In Fig. 56 u. 57 sind die Austrittspapillen geplatzt und haben die quellende Substanz des Zwischenkörpers entleert.

Fig. 58. Theil eines Pollenkorns mit Austrittspapille, das Wachsthum der Exine zeigend. Nach Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak.

Fig. 59. Anlage der Intine. Nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung.

Fig. 60. Vordringen des Plasmakörpers in die Austrittspapille. Nach Chlorzinkjodbehandlung.

Fig. 61. Der Zwischenkörper durch den vorgedrungenen Plasmakörper verdrängt. Nach Chlorzinkjodbehandlung.

Fig. 62. Theil der Wandung an der Papille, einem Querschnitt durch das Pollenkorn entnommen. Nach Chlorzinkjodbehandlung. ae Aussenschicht, — ie Innenschicht der Exine.

Fig. 63—69. Volvox Globator.

Vergr. 1000.

Die Bilder zum Theil nach frischem, zum Theil nach mit Alcohol fixirtem Material.

Fig. 63. Theil einer jungen Eispore, noch mit glatter Haut.

Fig. 64. Beginnende Ausbuchtung der Haut.

Fig. 65 bis 67. Fortschreitende Ausbuchtung der Haut.

Fig. 68. Fertiger Zustand nach Ausfüllung der Stacheln und Bildung der Intine.

Fig. 69. Eine zerdrückte Spore, die Intine getrennt von der Exine zeigend.

Fig. 70—72. Erica Tetralix.

Vergr. 1000.

In Wasser untersucht.

Fig. 70. Junge Tetrade gleich nach der Theilung, noch vor Beginn der Pollenhaut-Bildung.

Fig. 71. Nach vollzogener Pollenhaut-Bildung. Die äusseren Specialmutterzellwände werden aufgelöst.

Fig. 72. Theil einer reifen Tetrade, den Austrittsspalt zeigend, der über die Scheidewand läuft.

Fig. 73. Geranium striatum.

Vergr. 540.

Fig. 73. Austrittspapille eines jungen Pollenkorns auf demjenigem Entwicklungsstadium, in welchem die Einwan-

derung von Körnchen in die Substanz der Papille erfolgt. Wasser-Präparat nach Jod-Behandlung, in optischem Durchschnitt.

Fig. 74. Cucurbita verrucosa.
Vergr. 1000.

Fig. 74. Theil eines jungen Pollenkorns noch innerhalb der Tetrade, im Augenblick der Hautbildung. Die Haut hat sich in Falten abgehoben, und ist noch deutlich aus Körnchen aufgebaut. Alcohol-Präparat in Glycerin.

Druck von Theodor Hofmann in Gera.